ARCHIVIO
ZOOLOGICO
ITALIANO

PUBBLICATO SOTTO GLI AUSPICII DELLA

UNIONE ZOOLOGICA

PER CURA

DEL COMITATO DI REDAZIONE

REDATTORE

D.r Fr. Sav. Monticelli

Prof. ord. di Zoologia nella R. Università di Napoli

VOLUME VII.

CON 19 TAVOLE E 14 FIGURE NEL TESTO

per l' Italia

FRATELLI TREVES

Librai

VIA ROMA 258

NAPOLI

per l' Estero

OSWALD WEIGEL

Verlag und Kommissions Buchhandlung

KÖNIGSTRASSE 1.

LEIPZIG

NAPOLI

R. TIPOGRAFIA FRANCESCO GIANNINI & FIGLI

Cisterna dell'Olio

1914

INDICE

Echinoidi raccolti nel Mediterraneo dalla R. N. italiana « Washington » (1881-1883)

del

Dott. Giuseppe Stefanini

I materiali che formano l'oggetto di questo studio furono dragati nel Mediterraneo occidentale dalla r. nave italiana « Washington », durante le campagne talassografiche, compiute negli anni 1881-1883. Su queste e sulla infelice interruzione di un'impresa con tanto coraggio iniziata, non mi diffondo a trattare, chè già lo hanno fatto altri avanti di me, anche in questo stesso periodico [1]).

Dopo quasi un trentennio, le ricerche talassografiche in Italia sono state da poco riprese, ed è sperabile che esse avranno anche dal punto di vista biologico quello sviluppo che conviene. Intanto però la conoscenza delle faune profonde ha fatto, per opera di scienziati di vari paesi, notevolissimi progressi; anche nel Mediterraneo, dove alle pesche del « Travailleur » e del « Talisman » (1880-1883), contemporanee a quelle del « Washington », sono succedute quelle della « Pola » nel Mediterraneo orientale (1890-92) e nell'Adriatico (1893); quelle della « Maja » e del « Puritan » specialmente superficiali e planctoniche; quelle dell' « Hirondelle » (1886-1888) e della « Princesse Alice » (1886-1907); e infine quelle del « Thor » (Schmidt, 1908, 1909), i cui resultati non sono per anco conosciuti nei loro parti-

[1]) Bernardi, Ilio. — Policheti raccolti nel Mediterraneo dalla Regia Nave « Washington » (1881-83): *Arch. Z. Ital. Vol. 5. p. 85.*

D'Amico, A.—Molluschi raccolti nel Mediterraneo dalla Regia Nave « Washington » (1881-83): *Ibid. Vol. 5 p. 332.*

Un resoconto dettagliato della spedizione del « Washington » fu scritto dal Prof. Giglioli ed è stato di recente ristampato col titolo.

Giglioli, H. E.—Studii talassografici. Ristampa a cura di E. Balducci: *Annali Agricoltura, Roma, 1912, 339 p.*

colari. Soltanto la « P o l a » e, nelle poche pesche mediterranee, le due navi del Principe di Monaco riportarono alcuni echinoidi, di specie ben note; invece vari studiosi — tra i quali conviene citare specialmente il KOEHLER (**16**, **21**, **25**, **29**) il RUSSO (**22**) il GAUTHIER (**28**), il CHECCHIA RISPOLI (**36**, **39**) — ed anche, in modo incidentale, il MORTENSEN (**34**, **40**) — recavano frattanto importanti contributi alle nostre conoscenze sulla echinofauna mediterranea.

Questa ha, del resto, legami così stretti con quella che vive nelle finitime parti dell'Atlantico, e quest'ultima è stata, dal canto suo, così profondamente studiata, che i resultati di quelle prime nostre campagne del « W a s h i n g t o n », rimasti per sì lungo tempo ignorati nei loro particolari, hanno perduto gran parte del loro interesse; molto più, che alcune più delicate ricerche sono ormai impossibili, dopo tanti anni che gli esemplari trovansi in alcool.

Tuttavia, se non altro per rimettere in luce, i primi tentativi modesti ma coraggiosi, fu opportunissima l'iniziativa del Prof. D. ROSA, di far seguire alle note preliminari o riassuntive del GIGLIOLI, e ad alcuni studi speciali apparsi poco dopo, quello dei principali altri gruppi, rappresentati nelle collezioni del « W a - s h i n g t o n ».

Ed io sono a lui sinceramente grato, per aver egli voluto affidarmi lo studio degli echinoidi, che ho compiuto in gran parte nel Laboratorio di Zoologia degl'Invertebrati di Firenze, da lui diretto, valendomi del ricco materiale bibliografico e delle buone collezioni di confronto, ivi conservate.

I resultati di questo studio non sembrano, del resto, neppure oggi privi di qualche interesse.

Durante le campagne talassografiche del W a s h i n g t o n furono raccolte specie di echinoidi, così distribuite sistematicamente in 5 famiglie diverse:

1.ª Fam. **Cidaridae.**	*Dorocidaris papillata* (Leske) *Dorocidaris affinis* (Phil.)
2.ª Fam. **Echinidae.**	*Psammechinus microtuberculatus* (Blainv.) *Echinus acutus* Lamk. var. *norvegica*
3.ª Fam. **Fibularidae.**	*Echinocyamus pusillus* (Muller)
4.ª Fam. **Cassidulidae.**	*Neolampas rostellata* (A. Ag.)
5.ª Fam. **Spatangidae.**	*Brissopsis lyrifera* (Forb.)

La loro distribuzione geografica e batimetrica resulta dal seguente quadro, desunto, per quel che riguarda la I.ª Campagna, dal quadro generale pubblicato dal Senna, e per le successive, dalle notizie date dal Giglioli.

Distribuzione geografica

Anno	Numero di stazione	Numero di dragata	Data	Località	Profondità in metri
1881					
(Camp. I)	Pesca di prova	--	29 Luglio	Porto Camicie (Is. Maddalena)	35
»	II	3	3 Agosto	41°,02′,58″,7‴,41°,05′,01″ Lat. N.; 8°,32′,20″,9‴,8°,32′,23,1‴ Long. E. Gr. (A Nord della Sardegna).	157
»	»	4	»	»	420-370
»	III	5	4 Agosto	41°, 10′, 27″, 4‴ Lat. N ; 8°, 15′, 41″, 7‴ Long. E. Gr.	165-284
»	V	7	8 Agosto	presso l'Asinara.	555-235
»	XIII	14	13 Agosto	39°, 15′, 37″, 3‴ Lat. N., 9°, 26′, 37″, 7‴ Long. E. Gr. (presso il C. Carbonara, Sardegna).	508
»	XXII	26	16 Agosto	39°, 58′, 32″, Lat. N.; 9°, 48′, 08″ Long Gr.	395
»	XXXII	36	28 Agosto	38°, 05′ Lat. N.; 11°, 59′, 40″ Long. E. Gr. (presso le is. Egadi).	400
1882 (Camp. II).	—	—	10 Agosto	Isola di Lampione.	20
	II	3	14 Agosto	37°, 55′ Lat. N.; 10°, 52′ Lat. E. Gr. (Isola di Marittimo).	718

N. B. Nelle relazioni del Prof. Giglioli sono indicati alcuni echinoidi che non sono

Camp. I. 1881 Staz. VII drag. 9 Frammenti di *Echinus*

» » Staz. XX drag. 24 Frammenti di *Dorocidaris*

» » Staz. XXII drag. 26 Radioli di *Dorocidaris*

Camp. III. 1883 Tra punta Carnero e Ceuta *Dorocidaris papillata* (Leske.)

36° 8′ Lat. N.: 5°, 12′,4″ Long. E. Gr. Prof. m. 870

e batimetrica

Natura dal fondo e temperatura in centigradi	Mezzi di pesca	Specie raccolte
Fango	Draga	*Psammechinus microtuberculatus* (BLAIN) *Echinocyamus pusillus* (MÜLL.)
Fango	Gangano	*Echinocyamus pusillus* (MÜLL.)
Fango e banco di madrepore	Gangano	*Brissopsis lyrifera* (JORB.)
Banco di madrepore. Temp. superf. 23°,8; a 270 m. 18°,2	Gangano	*Dorocidaris papillata* (LESKE.) *Echinus acutus* LAMK var. *norvegica*.
Banco di madrepore. Temp. superf. 24°,7; a 310 m. 14°	Gangano e Redazze	*Dorocidaris papillata* (LESKE)
Fango a Pteropodi. Temp. superf. 23°,5; a 300 m. 13°	Gangano	*Dorocidaris papillata* (LESKE.) radioli.
Fango a Pteropodi. Temp. superf. 25°-24°; a 340 m., 14°	Gangano	*Echinus acutus* LAMK.
Fango giallo mescolato a sabbia, gusci di molluschi ecc.	Gangano	*Dorocidaris affinis* (PHIL.) *Dorocidaris papillata* (LESKE) *Echinus acutus* LAMK. *Neolampas rostellata* AAG. *Psammechinus microtuberculatus* (BLAIN.
Fango argilloso	Draga	*Dorocidaris papillata* (LESKE.) radioli.

stati ritrovati nelle collezioni e cioè:

Camp. III. 1883 Tra punta Carnero e Ceuta *Dorocidaris papillata* (LESKE)
38°,58′, 57″ Lat. N.; Un *Echinus* di color roseo
5°,20′, 41″ Long. N. Gr.
Prof. m. 879.

Tra i resultati dobbiamo subito segnalare l'estensione delle nostre conoscenze, per quanto riguarda la distribuzione geografica delle varie specie: allo scopo di rendere più completo sotto questo punto di vista lo studio stesso, abbiamo tenuto conto anche della provenienza degli esemplari che si trovano raccolti al Museo di Firenze.

Un certo interesse presentano anche le osservazioni relative all'habitat batimetrico di alcune di quelle; ma soprattutto è degno di nota, anche sotto questo particolare riguardo, il ritrovamento della *Neolampas rostellata,* specie vivente ai due lati dell'Atlantico nella zona batimetrica profonda (m. 137-1261) e classificata da A. Agassiz tra le abissali. Per quel che riguarda gli echinidi di mare profondo le spedizioni talassografiche nel Mediterraneo non hanno mai rivelato grandi novità, se il Giglioli ha avuto la soddisfazione di stabilire con sicurezza l'esistenza di faune abissali di tipo atlantico, anzi oceanico, nel nostro mare, contro le affermazioni un po' aprioristiche di altri autori, e particolarmente del Carpenter, una vera echinofauna abissale mediterranea non è per anco conosciuta. Una sola specie presenta in modo spiccato un tale carattere. ed è la *Neolampas rostellata* A. Ag., che appunto il « Washington » dragò per la prima volta nel Mediterraneo ad una profondità di 400 m.: ma la determinazione specifica di quelli esemplari non fu fatta dal Giglioli, che si limitò ad indicarli come « 5 spatangoidi grigi »: Così il fatto interessante rimase fino ad oggi ignoto. È curioso notare come il Giglioli ci avverta, che nel Mediterraneo la fauna abissale può già essere rappresentata in profondità tra 400 e 500 m. Questo nuovo esempio, che a lui era sfuggito, conferma le sue conclusioni.

Il ritrovamento di *Neolampas rostellata* è interessante anche sotto altro punto di vista: esso viene infatti ad aumentare il numero di quelle specie, che sono comuni all'Atlantico e al Mediterraneo, rendendo sempre più stretti i legami che uniscono le due echinofaune, e recando una prova di più del carattere atlantico dell'attuale fauna nostrale. In grazia forse del suo habitat profondo, *Neolampas rostellata* ha un'area di diffusione vastissima, poichè si ritrova anche nell'Atlantico occidentale; insieme con *Dorocidaris affinis*, con *Arbacina* (*Genocidaris*) *maculata*, con *Brissus unicolor*, con *Echinocardium cordatum* ed *E. flavescens* essa ricollega quella regione con la nostra.

Una questione assai interessante consisterebbe nella ricerca delle origini di questa specie. Come avremo forse prima o poi occasione di dimostrare, l'attuale echinofauna mediterranea resulta in gran parte di elementi indigeni, dei quali possiamo rintracciare le probabili forme ancestrali nelle faune fossili della stessa regione [1]) fino dal Miocene, cioè fin da quando si ritiene che il bacino mediterraneo cominciasse a delinearsi. Tali sono *Dorocidaris affinis*, *D. papillata*, *Arbacina maculata*, *Centrostephanus longispinus*, *Psammechinus microtuberculatus*, *Sphaerechinus granularis*, *Echinocyamus pusillus*, *Brissus unicolor*, *Brissopsis lyrifera*, *Plagiobrissus Costai*, *Schizaster canaliferus*. *Spatangus purpureus* e le quattro specie di *Echinocardium*. Un gruppetto di forme resulterebbero immigrate dal distretto celtico o dal Nord dell'Atlantico, durante il Pliocene e il Postpliocene glaciale: *Echinus acutus*, *Echinus melo*, *Strongylocentrotus lividus*. Quanto ad *Arbacia pustulosa*, crediamo di aver sufficientemente dimostrata [2]) la verosimiglianza dell'ipotesi, che essa siasi introdotta nel Mediterraneo insieme ad alcuni molluschi di clima caldo (*Strombus bubonius*) durante un interglaciale o nel quaternario postglaciale.

Neolampas è invece un genere ignoto allo stato fossile e, a suo riguardo, la paleontologia non ci è di nessun aiuto. L'unico rappresentante di quella famiglia, finora noto nel Mediterraneo pliocenico è il gen. *Echinolampas*, la cui ultima specie (*E. Hoffmanni*), affine specialmente alla specie del sottogenere *Palaeolampas* attualmente vivente al Capo di Buona Speranza e nell'Oceano Indiano, si estinse da noi all'inizio dell'epoca glaciale.

Anche nelle altre regioni zoogeografiche, però, non si conosce alcuna forma di Cassidulide, cui poter riconnettere direttamente *Neolampas*, che si distingue da tutti gli altri per i suoi ambulacri apetali.

A tutta prima, si sarebbe tentati di considerare un tale carattere, la cui importanza fisiologica è evidentemente molto considerevole, quale un carattere primitivo; allo stesso modo come certi autori (Loven, Pomel) si erano formati analogo concetto relativamente a varie forme abissali apetale di Spatangoidi. Ma il Duncan

---

[1]) Intendo regione mediterranea in senso lato, comprendente cioè anche le coste occidentali dell'Africa settentrionale e della penisola iberica.

[2]) Stefanini, G. — Di alcune *Arbacia* fossili: *Riv. Ital. Paleont. Vol. 17, 1911 p. 51.*

e il Lambert furono indotti ad accordare assai minore importanza tassonomica a detto carattere e recentemente il De Meijere mostrava come il gruppo degli apetali amfisterni ed etmofracti del Lambert, corrispondente più o meno esattamente ai *Philobatidae* di Pomel, fosse un gruppo del tutto artificiale.

Analogamente, in un nostro studio recente, noi abbiamo creduto di poter considerare come forme appartenenti a gruppi diversi, già altamente differenziati e mostranti per lo più ambulacri petaloidi, i due soli generi apetali che sono noti tra i Cassidulidi: *Neolampas* e *Aphanopora*. Il primo si avvicina a *Tristomanthus*, *Milletia*, *Studeria* e al vivente *Nucleolites* (?) *epigonus*, il secondo ad *Echinobrissus*.

Venuti poi a ricercare, come un carattere così arcaico e primitivo, quale la struttura apetala, compaia in forme tanto evolute e differenziate, appartenenti a gruppi e *phyla* perfettamente distinti, siamo stati indotti a ritenere, che si tratti qui di una sorta di convergenza, dovuta ad un adattamento alle condizioni batiali, e verificatasi per mezzo di una regressione neotenica parziale [1]).

Nel caso speciale, *Neolampas* deriverebbe da uno dei tanti *Tristomanthus*, che nel Miocene abbondavano nel Mediterraneo e in tutta l'Europa occidentale, e nel quale la struttura apetala degli ambulacri, propria dell'età giovanile, si sarebbe fissata anche allo stato adulto, in seguito ad un adattamento all'ambiente batiale ed abissale, che quel genere predilige.

Accettando questa ipotesi anche quest'ultima lacuna nelle nostre cognizioni relative alla storia dell'echinofauna mediterranea verrebbe ad essere felicemente colmata, e *Neolampas rostellata* andrebbe ad aumentare la lista delle specie indigene della regione mediterranea *sensu lato*.

•

Dopo queste brevi osservazioni, passo senz'altro ad un rapido esame delle specie raccolte dal « Washington », non senza prevenire, che, ad evitare lunghe ed inutili liste di citazioni, ho creduto bene di riferirmi ad alcuni lavori, in cui la sinonimia e la bibliografia sono date per disteso, limitandomi a citare alcune opere più importanti e quelle che si riferiscono a questioni riprese in esame anche da me. Così pure, ho stimato inutile enumerare

---

1) Stefanini, G. — Probabile origine neotenica degli ambulacri apetali di *Neolampas: Atti Acc. Sc. Veneto-Trentina, Padova*, (3), *Vol. 6, 1913.*

tutte le località del Mediterraneo, ove ciascuna specie è stata indicata; per le quali converrà riportarsi al classico lavoro del LUDWIG, i cui elenchi ho cercato di completare in parte, con la bibliografia successiva. Per la distribuzione geografica extramediterranea di ciascuna specie ho reputato sufficiente dare indicazioni generiche, e così pure per l'habitat batimetrico, tali dati trovandosi nelle opere citate in bibliografia e ben note a tutti gli studiosi.

Fam. Cidaridae

Dorocidaris papillata (LESKE)

1903. *Dorocidaris papillata* MORTENSEN **34**, p. 31 e 170, tav. 5, fig. 6-8; tav. 8, fig. 1, 3, 12, 14, 27; tav. 9, fig. 3, 5, 7, 13-15, 20, 25, 27; tav. 11, fig. 14, 26, 31.
1906. » » CHECCHIA RISPOLI **39**, p. 87 [**3**], tav. 1 [**1**], fig. 27, 28.
1907. » » SYMAN CLARK, **41**, p. 209.
1908 » » DÖDERLEIN **42**, p. 103.
1909. » » KOEHLER **43**, p. 214.

« Washington » (1881): Staz. III (presso l' Asinara) m. 168-284 Banco di madrepore.
» » : Staz. V (presso l' Asinara) m 555-235 Banco di madrepore.
» » : Staz. XIII (Sud della Sardegna) m. 508. (radioli).
» » : Staz. XXXII (Presso le isole Egadi) m. 400 Sabbia e Fango.
» (1882): Staz. I (Isola Maritimo) m. 718 (radioli) Fango grigio.

KOEHLER: Coste di Provenza [1].

---

[1]) Ho dovuto tralasciare molte indicazioni di località, come anche alcune importanti citazioni bibliografiche — tra le altre quelle della « Pola » — perchè, essendo stata recentemente distinta dalla *D. papillata* la *C. affinis*, prima confusa con essa, è ora molto difficile stabilire quali citazioni siano veramente da riferire alla *D. papillata*.

Nell'Atlantico è comune nella regione boreale europea, nella regione atlantica profonda sia europea, sia africana (MORTENSEN), alle Azzorre (KOEHLER): nell'Atlantico occidentale è rappresentata dalla *D. abyssicola*. Limiti di profondità, secondo gli autori: m. 55-1829 circa.

Gli esemplari dragati dal « Washington » sono tutti piuttosto piccoli oscillando il loro diametro fra 6 e 30 mm., e corrispondono, meglio che alla forma tipica, a quella varietà, che alcuni autori distinguono come *C. hystrix*, caratterizzata dal numero delle coste dei radioli ridotto a 12-13. Questi son molto sottili: i maggiori di essi superano di molto il doppio e raggiungono talvolta il triplo del diametro del guscio. Quest'ultimo rapporto è stato da me osservato anche negli esemplari più piccoli.

Dorocidaris affinis (PHIL).

1845. *Cidaris affinis* PHILIPPI **5**, p. 351.
1846. *Cidaris Stokesii* AGASSIZ — DESOR **6**. p 324.
1857. *Cidaris affinis* SARS **8**, p. 110.
1862. *Leiocidaris affinis* DUJARDIN — HUPÉ **9**, p. 485.
1875. *Cidaris affinis* WYVILLE THOMSON **13**, p. 726, tav. 60.
1903. » » MORTENSEN **34**, p. 35, tav. 1, fig. 1; tav. 6, fig. 9, 10, tav. 8, fig. 2; tav. 9, fig. 1, 8, 9, 11, 12, 17-19, 21-24; tav. 11, fig. 1, 22.
1907. *Tretocidaris affinis* LYMAN CLARK **41**, p. 203.
1908. *Cidarites affinis* DÖDERLEIN **42**, p. 104.
1909. *Cidaris affinis* KOEHLER **43**. p. 213.
1909. *Stilocidaris affinis* MORTENSEN **45**, p. 52.

« Washington » (1881): Staz. XXXII (presso le isole Egadi) m. 400 sabbia e fango.

« Princesse Alice » Mar di Sicilia [KOEHLER, **43**]
HANSEN: Siracusa, m. 37-55.
Museo di Firenze: Golfo di Napoli, Tripoli.

Oltre che nel Mediterraneo, la specie è diffusa nell'Atlantico, vuoi nella regione occidentale africana, vuoi in quella orientale americana litorale ed arcibentale.

Secondo gli autori, i limiti di profondità sarebbero compresi tra m. 37 e m. 915.

È merito del Dr. MORTENSEN quello di aver ripreso questa specie, che, distinta già dai vecchi autori, era stata poi per lun-

gli anni confusa con la *D. papillata*, dalla quale si riconosce per numerosi caratteri, indicati dal Wyville Thomson e dal Mortensen.

Che questi caratteri possano e debbano avere importanza tale, che basti a distinguere un genere, non mi sembra. Con questo, si entrerebbe in piena discussione relativa alla tormentata questione della nomenclatura dei *Cidaridae*; ciò che mi sembra ora inopportuno. A dare un'idea della grande divergenza di opinioni in proposito basterà l'esame della sinonimia di questa specie negli ultimi dieci anni!

L'osservazione fatta dal Clark [**41**, p. 207] che la linea di demarcazione tra *Tretocidaris* e *Dorocidaris* non è ben netta e definita, ma, per usare l'espressione dell'autore sullodato, del tutto arbitraria, si applica anche ai rapporti tra *Dorocidaris* e *Stilocidaris*, il nuovo genere creato da Mortensen, per includervi, tra le altre specie, anche la *C. affinis*.

Ben lungi da voler risolverere la questione, se alla *D. papillata* debba applicarsi il nome di *Cidaris* o quello di *Dorocidaris* o un altro ancora, — questione, dirò così, di giurisprudenza sistematica — io mi limito ad affermare che *C. affinis* non può che seguire le sorti di *D. papillata* e *Stilocidaris* non può conservarsi se non per indicare, tutt'al più, un sottogenere, una sezione, corrispondente ad un aggruppamento di comodo, non ad una divisione naturale, occorrendo per gli aggruppamenti di quest'ultimo tipo non già dei limiti arbitrari, ma dei caratteri differenziali netti e ben definiti.

L'esemplare dragato dal « Washington » presenta nei suoi particolari, tutti i caratteri propri di questa specie, compreso quello dell'altezza del guscio, un po' minore in esso che nei campioni di *D. papillata* raccolti nella stessa dragata. I radioli sono diversi di forma, sono meno gracili e più corti di quell'ultima specie, raggiungendo i maggiori una lunghezza di quasi $\frac{190}{100}$, pari quasi al doppio del diametro: in altro esemplare, proveniente dal Golfo di Napoli, di statura a un dipresso eguale, tale rapporto scende a circa $\frac{150}{100}$; mentre invece in un terzo esemplare un pò più piccolo il rapporto su indicato sale nuovamente a $\frac{180}{100}$.

Questo carattere della lunghezza relativa dei radioli sembra dunque assai variabile nella *D. affinis* e, almeno dentro certi li-

miti, la variabilità non è da ascriversi a differenze di età, nè a varietà locali, come pare supporre il Mortensen. Tuttavia, i radioli di *D. papillata* sono costantemente più lunghi (fino 3 volte il diametro) e la loro forma e ornamentazione è sensibilmente diversa.

Il colore dell'esemplare raccolto dal « Washington » è assai debole, forse a causa del lungo soggiorno in alcool: bisogna però notare, che altri esemplari del Museo, anche più antichi, sia conservati in alcool, sia perfino a secco, hanno mantenuto benissimo il bel colore vermiglio.

Il Mortensen osserva, finalmente, che le pedicellarie tridentate non sono state da lui rinvenute negli esemplari di *D. affinis* provenienti dal Mediterraneo. Con minor prudenza il Döderlein non si perita ad affermare, che nel Mediterraneo questa specie è priva di pedicellarie tridentate. In realtà però, l'esemplare unico dragato dal « Washington » mi ha fornito varie pedicellarie di tale tipo, le quali presentano tutti i caratteri di quelle degli esemplari atlantici.

Fam. Echinidae

Psammechinus microtuberculatus (Blainv)

1825. *Echinus microtuberculatus*		Blainville **3**, p. 88.
1846. *Psammechinus*	»	Agassiz et Desor **6**, p. 368.
1872-74. *Echinus*	»	Agassiz A. **11**, p. 124, 494, 495, tav. 6, fig. 4; tav. 7 a, fig. 1-2; tav. 8, fig. 19-21.
1874. *Psammechinus*	»	Gauthier **12**, p. 402.
1879. *Echinus*	»	Ludwig **15**, p. 558, 559 (cum syn.)
1883. *Psammechinus*	»	Koehler **16**, p. 122.
1894 »	»	Koehler **21**, p. 418.
1906. »	»	Checchia Rispoli **39** p. 90, tav. 4 [1] fig. 6.

« Washington » (1881): Porto Camicie (Isola Maddalena), m. 35.
» (1882): Ad Ovest dell'Isola Lampione, m. 20.

Alle località indicate dal Ludwig sono da aggiungere varie altre, che resultano come segue:

Marchisio: Portofino.
Checchia Rispoli: Catania, Augusta, Palermo.
Koehler: Venezia, Orano, Algeri, La Ciotat.
Museo di Firenze: Chioggia, Taranto.

Questa specie è citata anche nella zona litorale orientale dell'Atlantico

Limiti di profondità, secondo gli autori: 4-73 metri.

Gli esemplari esaminati corrispondono bene alle caratteristiche della specie, se non che le loro spine, invece che verdastre, sono roseo-violacee con zonature e punta bianca. Abbiamo per ciò voluto compiere uno studio accurato anche delle pedicellarie e delle placche boccali, che presentano anche qui il colore verdiccio e la struttura canalicolata, che il MORTENSEN pose già in evidenza.

Il CHECCHIA RISPOLI ha osservato, che questa specie è rappresentata in Sicilia da esemplari costantemente più alti del solito, oltrepassando l'altezza dei suoi campioni i $\frac{2}{3}$ del diametro, mentre quelli tipici avrebbero un'altezza pari alla metà di questo: propone quindi, sebbene timidamente, la creazione per essi di una varietà *alta*. Ho misurato parecchi esemplari, provenienti da diverse località e conservati nel Museo di Firenze, e mi son convinto che l'altezza di questa specie è assai variabile, ma che è impossibile, per i graduali passaggi esistenti, distinguere due varietà. Riporto alcune delle misure, le quali dimostrano che anche il diametro della bocca e la forma del guscio — che passa da pentagonale a circolare — sono pure variabili ma gradatamente, e indipendentemente dall'altezza.

Provenienza	Diametro	Altezza assoluta e relativa al diametro	Diametro del peristoma	Forma del guscio
Mediterraneo	mm. 13.5	mm. 7 (0.51)	mm. 6	circolare
»	» 25.5	» 14 (0.54)	» 10	circolare
»	» 13 5	» 7.5 (0.55)	» 6	pentagonale
Chioggia	» 27.5	» 15.5 (0.56)	» 10	subpentagonale
Mediterraneo	» 31.	» 17.5 (0 56)	» 12	subpentagonale
Chioggia	» 28.5	» 16.5 (0.58)	» 10.5	subcircolare
Mediterraneo	» 24	» 15 (0.62)	» 9	circolare
Isola Maddalena	» 15	» 9.5 (0.63)	» 6.5	subpentagonale
Isola Maddalena	» 14	» 9 (0.64)	» 6.5	pentagonale
Nizza	» 23	» 15.5 (0.71)	» 8	subcircolare

Sul nome generico da darsi a questa specie corre qualche divergenza d'idee. Come lo ha mostrato, con una lucida esposizione, il LAMBERT [1]), i tipi viventi del gen. *Psammechinus* sono sei e possono dividersi in due gruppi: uno, cui appartiene la prima specie nominata da AGASSIZ e DESOR, lo *Ps. variegatus* (= *Ps. Blainvillei* DESMOUL.) e che mal corrisponde alla diagnosi del genere, avendo questa specie, quando è adulta, forti intagli boccali; l'altro, cui appartengono lo *Ps. miliaris* e lo *Ps. microtuberculatus*, e che meglio corrisponde alla diagnosi. Tutti gli antichi autori che accettano il gen. *Psammechinus*, considerano questo secondo gruppo come tipico, mentre le specie del primo gruppo vengono attribuite ora ad uno, ora ad altro genere e recentemente dal LAMBERT sono considerate come *Anapesus*. Il MORTENSEN al contrario, sostenendo che nessuno degli autori precedenti ha ben compreso il gen. *Psammechinus*, ritiene si debba accettare la sua distinzione, secondo la quale *Ps. variegatus* sarebbe il tipo di cotesto genere, e *Ps. miliaris* costituirebbe invece il tipo di un genere nuovo, *Parechinus*, le cui caratteristiche generiche consistono essenzialmente nella forma delle pedicellarie globifere principali.

Così, tra i vecchi tipi del genere, il MORTENSEN considera come *Psammechinus* proprio quelle specie che gli autori precedenti ne tolsero e che allo stato adulto non corrispondono alla diagnosi, e ne toglie invece — per farne un genere nuovo — le specie che meglio vi corrispondono. Non è chi non veda la inopportunità di una simile inversione. È vero che il MORTENSEN afferma, che gl' individui di mediocre statura dello *Ps. Blainvillei* hanno intagli branchiali minori e pensa che proprio tali dovessero essere i tipi di L. AGASSIZ; ma se anche questa supposizione fosse provata, ciò non toglie che, dovendo ora emendare il genere, sia molto più regolare — poichè si può — interpetrarlo ed emendarlo in modo, che non si debba del tutto capovolgere la diagnosi primitiva.

Ma il MORTENSEN osserva altresì, che il LAMBERT non è esatto nell'attribuire al gen. *Psammechinus*, come carattere distintivo rispetto ad *Echinus*, l'omogeneità delle placche ambulacrali, tutte tuberculifere, mentre invece anche certi *Echinus*, come *E. elegans*, *E. Alexandri* ecc., i quali hanno il portamento di veri *Echinus*,

---

[1]) LAMBERT, F. — Description des Échinides fossiles de la province de Barcelone: *Mem. Soc. Géol. Franc. Paléontologie*, *Vol. 14*, *Fasc. 2-3*, *p. 66*, *Paris*, *1906*.

presentano tale carattere. Questo fatto però, che esistano forme in certo qual modo intermedie fra gli *Echinus* e gli *Psammechinus*, sarebbe piuttosto favorevole alle opinioni di chi — come A. Agassiz e Duncan — non tiene distinti i due generi, o considera *Psammechinus* come semplice sottogenere di *Echinus*, anzichè a quella del Mortensen, che li colloca in due diverse sottofamiglie.

Echinus acutus Lamk. var. *norvegica* (Duben et Koren)

1816. *Echinus acutus* Lamarck **2**. p. 45, 66.
1872-74. » » Agassiz, A. **11**, p. 121, 489, tav. 7ª, fig. 5; tav. 25, fig. 12-16.
1879. » » Ludwig **15**, p. 558 (cum syn.).
1883. » » Koehler **17**, p. 121.
1894. » » Marenzeller **23**, p. 1 [24], tav. 1-4.
1895. » » Marenzeller **24**, p. 142 [48] e p. 146.
1903. » » Mortensen **34**, p. 152 e 179, tav. 1, fig. 4, 7-8; tav. 2, fig. 1, 2, 6, 8; tav. 15, fig. 2, 11-16; tav. 16, fig. 2, 5, 10, 16, 18, 22; tav. 18, fig. 1, 5-7, 14, 21; tav. 19, fig. 32, 36; tav. 21, fig. 25, 26. (cum syn.).
1905. » » Döderlein **37**, p 379.
1906. » » Checchia Rispoli **39**, p. 90 [6].
1908. » » Döderlein **42**, p. 212.
1909. » » var. *norvegicus* Koehler **43**, p. 228.

« Washington » (1881): Staz. III (presso l'Asinara) m. 168-284. Banco di madrepore.
» » : Staz. XXII (Costa orientale di Sardegna) m. 395. Fango
» » : Staz. XXXII (presso le isole Egadi) m 400. Sabbia e fango.

Alle località indicate dal Ludwig conviene aggiungerne varie altre; che resultano come segue:

« Pola »: Mediterraneo orientale. m. 287-880 [Marenzeller **23**].
» : Adriatico. m. 94-1196 [Marenzeller, **24**].
Checchia Rispoli: Mar di Sicilia (Aci Trezza. Catania, Palermo).
Museo di Firenze: Catania, Sardegna.

Oltre che nel Mediterraneo l'*E. acutus* è diffuso anche sulle coste occidentali dell'Africa settentrionale, nella regione atlantica e in quella boreale europea

Limiti di profondità, secondo gli autori: m. 37 — 1280.

Il Mortensen avendo notato, al seguito anche delle osservazioni di Marenzeller, una serie di termini di passaggio tra l'*E. acutus* e l'*E. norvegicus*, come pure, d'altra parte, tra l'*E. norvegicus* e l'*E. Flemingii*, li riunisce tutti e tre in una sola specie, sotto il più antico nome di *E. acutus*, limitandosi a distinguere in essa tre varietà: la var. *Flemingii* propria dell'Atlantico settentrionale. la var. *mediterranea* n., propria del Mediterraneo, e la var. *norvegicus*, comune ai due mari. I caratteri che distinguono le varietà trovansi minutamente esaminati ed illustrati nel lavoro del Mortensen, e sembrano, in realtà di non troppo valore, specialmente se si tenga conto del fatto da questo autore affermato, e che io non ho avuto modo però di poter verificare, che esistono forme intermedie. Osserverò piuttosto, che dando a tutte le sue varietà un nome diverso, il Mortensen abolisce di fatto l'*E. acutus*, mentre se si vuol conservare la nomenclatura binomia, una delle varietà deve necessariamente rimanere la varietà tipica. Ora il tipo di Lamarck sembra forse di incerta provenienza e la diagnosi, per quanto con quel suo « vertice subacuto » sembri riferirsi meglio alla varietà mediterranea che alle altre, potrebbe però applicarsi anche a queste, poichè la var. *Flemingii* è detta dal Mortensen alquanto conica, e la var. *norvegica*, che sarebbe tipicamente appiattita, assume essa pure una forma conica negli esemplari più grandi. D'altra parte Agassiz e Desor nel 1846 indicavano la specie come propria del Mar del Nord, e solo sette anni più tardi Aradas (**7**, pag. 276) la cita in Sicilia. Solo una revisione dei tipi potrebbe risolvere questa questione, ma, non essendomi concesso di compierla, debbo limitarmi a richiamare su quest'ultima l'attenzione ed affermare risolutamente, che ad una delle varietà di questa specie deve rimanere il semplice nome specifico *acutus*.

Del resto una tale questione non interessa qui direttamente, poichè gli esemplari dragati dal « Washington », tutti di dimensioni piuttosto piccole, sembrano appartenere indubbiamente alla var. *norvegica*. Come questa, hanno infatti tubercoli assai forti, quelli ambulacrali primari disposti in serie interrotta e irregolare, e molto variabili di grandezza, quelli interambulacrali in serie regolari interrotte; linee porifere poste lungo il margine esterno delle zone ambulacrali, radioli gracili, lunghi e sottili, non costituenti dal lato adorale una superficie ambulatoria. La forma è invece alquanto variabile, e mentre è assai appiattita in alcuni

individui essa è subconica in altri: il rapporto fra l'altezza e il diametro è perciò alquanto variabile, come appare dalla seguente tabella:

	Altezza	diametro	rapporto dell' altezza al diametro
Esemplari del Washington (Staz. XXXII)	mm. 17	mm. 31	$\frac{54}{100}$
» »	» 12.5	» 22	$\frac{56}{100}$
» (Staz. III)	» 7.5	» 13	$\frac{57}{100}$
» (Staz. XXII)	» 15	» 24	$\frac{62}{100}$
» »	» 9	» 13	$\frac{69}{100}$
» »	» 15	» 21	$\frac{71}{100}$
Esemplare della Stazione Zoologica di Napoli (var. *mediterranea*).	» 35	» 38	$\frac{72}{100}$
Esemplare di Catania.	» 87	» 133	$\frac{76}{100}$

Poichè anche negli esemplari più elevati e raggiungenti quasi l'altezza relativa di quelli della var. *mediterranea*, gli altri caratteri corrispondono bene a quelli della var. *norvegica*, credo convenga includerli in quest'ultima, e considerare le variazioni d'altezza come dovute a semplice variabilità individuale, avendosi individui simili e dello stesso diametro, che presentano altezze molto diverse.

Anche i colori del guscio, ottimamente conservati nell'alcool variano un poco d'intensità, ma corrispondono a quelli descritti dal Mortensen: nei più piccoli esemplari si riscontrano le caratteristiche macchie rosee interambulacrali attorno all'apice, mentre il resto del guscio e i radioli sfumano dal verdastro pallido al bianco; invece negli individui più grandi il verdastro cede gra-

datamente il posto al rosso, e questo si fa man mano più esteso e più intenso.

Fam. Fibularidae

Echinocyamus pusillus (Müll.)

1776. (1789).	*Spatangus pusillus*	Müller O. F., **1**, p. 18, tav. 91, fig. 5. 6.
1872-74.	*Echinocyamus pusillus*	Agassiz A. **11**. p. 111, 304, 505, tav. 11, fig. 3.
1879.	— »	Ludwig **15**, p. 559 (cum syn.).
1883	— »	Koehler **17**, p. 127.
1894.	— »	Koehler **21**, p. 420
1906.	— »	Checchia Rispoli **39**, p. 93 [9].
1907.	— »	Mortensen **40**, p. 28, tav. 12, fig. 4, 6, 9, 18-20, 22, 23, 26, 27, 29-31 (cum syn.)
1908.	— »	Döderlein **42**, p. 234.

« Washington » (1881): Porto Camicie (Isola Maddalena) m. 358. Fango.
» » : Staz, II (a NW. della Sardegna) m. 157. Fango.

Alle località indicate dal Ludwig occorre aggiungerne altre, come appresso:

Marchisio: Portofino.
Koehler: Coste di Provenza, La Ciotat.
Museo di Firenze: Catania, Isola d'Elba.
Stefanini (Raccolta privata): Castiglioncello in Toscana, Gargaresc presso Tripoli.

Oltre che nel Mediterraneo, la specie è diffusa dalla regione boreale europea a quella atlantica africana. Nell'atlantico occidentale americano questa specie è rappresentata dall'*E. grandiporus* Mrtsn.

I limiti di profondità di questa specie, secondo il Koehler, sarebbero compresi tra 0 e 855 m.: la « Valdivia » però, al Capo Verde. l'ha dragata in una profondità di 1694 m.

Fam. Cassidulidae

Neolampas rostellata A. Ag.

1869 *Neolampas rostellatus* Agassiz A. **10**, p. 271.
1872-74. *Neolampas rostellata* Agassiz A. **11**, p. 147, 340, 151, tav. 17, fig. 1-12.
1874. » » Wyville Thomson **13**, p. 745, tav. 69, fig. 1-12.
1883. » » Agassiz A. **18**, p. 44, tav. 22, fig. 1-30.
1892. » » Bell F. I. **20**, p. 162.
1893. » » Koehler **21**, p. 230.
1904. » » Agassiz A. **35**, p. 119, fig. 157, tav. 61, fig. 7, 8.
1908. » » Döderlein **42**, p. 241, tav. 48, fig. 9.
1909. » » Koehler **43**, p. 236.

« Washington » (1881): Staz. XXXII (presso le isole Egadi) m. 400. Sabbia e fango.

Questa specie era finora nota solo nell'Atlantico, sia occidentale, sia orientale: nel mare della Florida l'indica A. Agassiz; il « Porcupine » la dragò nell'imboccatura meridionale della Ilanica, la « Princesse Alice » lungo le coste del Portogallo, la « Valdivia » presso il Capo Boiador.

L'habitat batimetrico di *N. rostellata* è compreso tra 137 m. e 1262 m., ciò che la fa considerare da A. Agassiz tra le specie abissali.

Reputiamo inutile ripetere la descrizione di questa specie, ormai ben nota per le illustrazioni che ne sono state fatte in varie opere, le più importanti delle quali trovansi citate in sinonimia.

Confrontando le diverse figure pubblicate dagli autori citati, si rileva che essa va soggetta ad una notevole variabilità di forma, specialmente per quel che riguarda l'altezza relativa del guscio, che sembra assai mutevole con l'età, come già fu posto in evidenza da A. Agassiz. Gli esemplari del Mediterraneo da me esaminati differiscono poi leggermente dai tipi atlantici, per una forma alquanto più corta e massiccia; ma questo carattere non è neppure esso costante.

I pori genitali sono anche nei miei campioni in numero di tre ed occupano costantemente i posti I, II, IV della notazione di Lovén, essendo sempre assente, oltre a quello posteriore, impari, anche l'anteriore sinistro. È questo un fatto che vuole essere no-

tato, poichè così il primo esemplare figurato da Agassiz nella sua Revisione, come anche quello illustrato da W. Thomson sembra fossero privi del poro genitale anteriore destro, invece che del sinistro. Converrebbe dunque ritenere che questo carattere non sia in *Neolampas* del tutto costante, mentre, invece, lo è invariabilmente nelle altre forme di Cassidulidi a tre pori genitali, se pure non si vuole ammettere, che si tratti qui di due casi teratologici; ipotesi che troverebbe una conferma nel fatto, che l'esemplare di W. Thomson è anormale anche per la sua forma, alquanto simmetrica. Si potrebbe anche supporre, che le due figure in questione siano state disegnate allo specchio, e resultino così rovesciate.

Narra il Giglioli, che gli esemplari di questa specie raccolti dal Washington e da lui indicati come « cinque spatangoiodi » erano di color grigio quando furono pescati, e divennero verdi appena posti in alcool. Ora hanno ripreso un colore bianco-grigiastro sporco.

Il De Meyere ha di recente illustrato una *Neolampas tenera*, raccolta dalla spedizione del « Siboga » nell'Oceano Indiano, e della quale, stante la assoluta deficienza delle figure, non è facile farsi un concetto. Essa, comunque, differisce profondamente dalla *N. rostellata* per avere il periprocto trasversalmente dilatato, per il peristoma pentagonale-trasverso e per i tubercoli assai più radi e meno numerosi. I primi due caratteri anzi l'allontanano troppo dal gen. *Neolampas* perchè essa possa restarvi inclusa.

Fam. Spatangidae

Brissopsis lyrifera (Forb.)

1841. *Brissus lyrifer* Forbes **4**, p. 187.
1845. *Brissus pulvinatus* Philippi **5**, p. 347.
1872. *Brissopsis lyrifera* Agassiz A. **11**, p. 95, 351, tav. 19, fig. 2-8 (non fig. 9), tav. 21, fig. 1-2, tav. 38, fig. 36-38.
1879. » » Ludwig **15**, p. 562.
1883. » » Koehler **17**, p. 135.
1803-94. » » Marenzeller **23**, p.
1895. » » Marenzeller **24**, p. 143, 146.
1907. » » Mortensen **40**, p. 152 e 174, tav. 3, fig. 2, 3, 7, 11, 12, 18, 20-23; tav. 4 fig. 2, 3, 9, 11-17; tav. 98, fig. 1, 6, 12, 18, 25, 26; tav. 19, fig. 3, 6, 10, 15, 18-21, 29, 34.
1908. » » Döderlein **42**, p. 256, tav 34, fig. 4-8; tav. 59, fig. 1-2.
1909. » » Koehler **43**, p. 237.

« Washington » 1(881): Staz. II (a NW. della Sardegna) m. 420-370
Fango, poi banco di madrepore.

Alle località mediterranee indicate dal Ludwig bisogna anche aggiungerne altre, come appresso:

Marion: Coste meridionali di Francia, Marsiglia.
Marenzeller: Adriatico, Arcipelago Greco.
Koehler (Princesse Alice): Mar di Sicilia.

Secondo le idee recentemente ammesse dal Mortensen, questa specie ha un habitat assai più ristretto di quanto si credesse prima, ma tuttavia assai vasto, estendendosi dalla regione boreale europea a quella atlantica europea e mediterranea (*sensu lato*). La spedizione della « Valdivia » ne ha riportati esemplari anche dai mari che bagnano l'Africa meridionale.

Le profondità indicate dal Mortensen sono tra 9 e 284 m.; quelle del Marenzeller tra 92 e 1196 m; il Marion, finalmente, assegna questa specie alla zona tra 1000 e 1200 m.

I nostri individui corrispondono molto bene ai cenni descrittivi e alle figure, che dei suoi esemplari mediterranei di *B. lyrifera* pubblica il Mortensen. In accordo con le sue conclusioni, ritengo che la forma del mare Nord e quella del Mediterraneo non

differiscano essenzialmente fra loro e che non sia quindi il caso di riprendere per la seconda il nome di *Br. pulvinata*. Anche il parere del LAMBERT [1]) sembra non differire molto dal precedente, quando siano corrette le premesse, che, per mancanza di materiali, egli fu indotto a fare [2]).

Non sono invece d'accordo col MORTENSEN nel ritenere che la *Brissopsis lyrifera* non presenti, con l'età, una certa tendenza ad una iniziale fusione dei petali. Gli individui dragati dal « Washington » sono giovani e piccoli (lunghi circa 25 mm.) e corrispondono anche per quel carattere alle figure di MORTENSEN, e specialmente alla fig. 11 della tav. 3: i petali vi sono dunque ravvicinati e separati dal rilievo, costituito dall' interambulacro impari, quantunque le zone porifere posteriori siano atrofiche presso l'apice. In alcuni grandi esemplari (lungh. circa 75 mm.) provenienti alcuni dal Mediterraneo (senza più precisa indicazione) altri dall'Adriatico e conservati nel Museo di Firenze, i petali sono un po' più divaricati verso l'estremità distale, ma l'estremità prossimale dell' interambulacro impari si attenua e si abbassa, in modo da produrre un debole ma distinto principio di fusione dei petali stessi.

Si vede, dunque, quanto scarso valore sia da accordarsi a questo carattere, sul quale il DESOR fondò già una distinzione generica. Questa dette luogo allora ad una vivace discussione e fu accettata da pochi. Tra i contrari era in principio anche AGASSIZ [3]), che aveva pure notato in tale carattere una variabilità connessa con l'età: negli ultimi anni invece egli proponeva di riprendere il nome *Toxobrissus* DES., per le specie caratterizzate dalla fusione dei petali posteriori. Questo carattere sarebbe accompagnato da altri — diversa struttura dell' interrambulacro impari e numero delle placche incluse entro la fasciola sottoanale. Il secondo di questi caratteri varia indipendentemente da quello della fusione dei petali; il primo fu dimostrato dal MORTENSEN [4]) essere

---

[1]) LAMBERT, F. — Description des èchinides fossiles de la province de Barcelone: *loc. cit. p. 104.*

[2]) Cfr. MORTENSEN — **40**, *p. 174*. Per una svista, che mi affretto a correggere, in un precedente lavoro (Echini del Miocene medio dell'Emilia. II parte: *Palaeontographia italica. Vol. 15, 1909, p. 67, Nota*) scrissi che MORTENSEN e LAMBERT erano invece concordi, nel riprendere la distinzione fra *Brissopsis lyrifera* e *Br. pulvinata.*

[3]) AGASSIZ, A. — **35**, *p. 193.*

[4]) MORTENSEN, T. — **40**, *p. 166.*

l'effetto di un caso teratologico, osservato su di un solo esemplare di *Br. pacifica*!

È dunque preferibile di conservare al genere *Brissopsis* la sua unità, come fa anche il Mortensen. Ciò è apparso conveniente anche al Lambert, che però suddivide ulteriormente il genere in sottogeneri e questi in sezioni. Comunque conviene rilevare con quest'ultimo autore, che, ove si preferisca conservare distinte da *Brissopsis* le forme a petali fusi posteriormente, non sarebbe possibile mantenere a queste ultime il nome di *Toxobrissus*, poichè questo nome, per un errore del Desor, ebbe per tipo il tipo stesso delle *Brissopsis*: *Br. elegans* Agass. Chi dunque aderisse ai concetti di A. Agassiz dovrebbe, in luogo di *Toxobrissus* adottare il nome *Brissoma*, che a quello fu sostituito da Pomel, nel 1888.

Bibliografia

1776. Müller, O. F. — Zoologiae danicae prodromus: *Hafniae.* (1)

1816. Lamarck, J. B.—Histoire naturelle des animaux sans vertèbres : *Paris.* (2)

1825. Blainville, H. M. de — Dictionnaire des Sciences naturelles *Paris.* (3)

1841. Forbes, F. — A History of British Starfishes and others animals of the class Echinodermata : *London* (4)

1845. Philippi, A. — Beschreibung einiger neuen Echinodermen nebst Kritischen Bemerkungen ueber einige weniger bekannte Arten : *Arch. Naturg. 11 Jahrg. 1. Bd. p. 344, Taf 11.* (5)

1846-47. Agassiz, L.—Desor, E —Catalogue raisonné des Échinides : *Ann. Sc. Nat. Z Vol. 6, p. 305, Plc. 15-16; Vol. 7, p. 129; Vol. 8, p. 5, 355.* (6)

1850-54. Aradas, A. — Monografia degli Echinidi viventi e fossili di Sicilia: *Atti Accad. Gioenia, Catania (2) Vol. 6, p. 53, 189: Vol. 7, p. 229, Vol. 8, p. 149, 271; Vol. 10, p. 215.* (7)

1857. Sars, M. — Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Littoral-fauna· Reisebemaerkninger fra Italien : *Cristiania, 54 p. 4 Taf.* (8)

1861. Dujardin, F.—Hupè, H. — Histoire naturelle des Zoophytes Echinodermes: *Paris.* (9)

1869. Agassiz, A. — Preliminary Report on the Echini and Starfishes dredged in deep water between Cuba and the Florida Reef: *Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 1, N. 9, p. 253.* (10)

1872-74. — — Revision of the Echini: *Illustrated Catalogue Mus. Harvard Coll. N.° 7, 94 Plt.* (11)

1874. Gauthier, T. — Sur les Échinides qui vivent aux environs de Marseille: *C. R. Acad. Sc. Paris, Vol. 79, p. 401.* (12)

1874. Thomson, Wyv. — On the Echinoidea of the « Porcupine » Deapsea dredging Expedition : *Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 164, Part. 2, p. 719, Plt. 59-71.* (13)

1876. Gasco, F. — Descrizione di alcuni echinodermi nuovi o per la prima volta trovati nel Mediterraneo: *Rend. Accad. Sc. Napoli, Anno 15, p. 32, 1 Tav.* (14)

1879. Ludwig, H. — Die Echinodermen des Mittelmeeres: *Mitth. Z. Stat. Neapel, 1 Bd. p. 523.* (16)

1882. Marion, A. J. — Considerations sur les faunes profondes de la Mèditerranée: *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, Tome 1, Mem. 2, 50 Plc.* (16)

1883. Koehler, R. — Recherches sur les Échinides des Côtes de Provence: *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, Tome 1, Mem. 3, 167 p. 7 Plc.* (17)

1882. A g a s s i z, A. — Report on the Echini. — Reports on the Results of Dredging by the « B l a k e » N. 24, Pt. 1: *Mem. Mus Harvard Coll. Vol. 94, p. 32.* (18)

1887. P r o u h o, H. — Recherches sur le *Dorocidaris papillata* et quelques autres Échinides de la Mèditerranée: *Arch. Z. Expér. (2) Tome 5. p. 213, Plc. 18-26.* (19)

1892. B e l l, F. F. — Catalogue of the British Echinoderms of the British Museum (Natural History): *London, 18-202 p. 16 Pll.* (20)

1893. K o e h l e r, R. — Echinodermes recueillis á La Ciotat: *Mem. Soc. Z. France, Tome 7, p. 405.* (21)

1894 R u s s o, A. — Specie di echinodermi poco conosciuti e nuovi, viventi nel golfo di Napoli: *Atti Accad. Sc. Napoli* (2) *Vol. 6, p. 1, 1 Tav.* (22)

1894. M a r e n z e l l e r, E. — Echinodermen gesammelt 1890-92. Ber. Comm. Erforsch Oestl. Mittelmeer. Z Ergeb. I: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 60 Bd. p. 1. 6 Taf.* (23)

1895. — — Echinodermen gesammelt 1893. Ber. Comm. Tiefseeforsch. Z. Ergeb. 5: *ibid, 62 Bd. p. 123, 3 Taf.* (24)

1895. K o e h l e r, R. — Notes èchinologiques: *Rev. Biol. Lille, 7 Année. p. 317, Plc. 9.* (25)

1895. B e r n a r d, F. — Liste des Echinides recueillis pendant les croisières du « T r a v a i l l e u r » et du « T a l i s m a n »: *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. N. 5, p. 207.* (26)

1897. M a r c h i s i o, E. — Echinodermi del Golfo di Rapallo: *Boll. Mus. Z. Anat. Comp. Torino, N.° 227.* (27)

1898. G a u t h i e r, V. — Contribution á l'étude des Échinides fossiles. — III. Observations sur le genre *Arbacina* Pomel: *Bull, Soc. Geol. France (3) Tome 25, p. 839, Plc. 24, fig. 9-13.* (28)

1898. K o e h l e r, R. — Sur la presence en Mèditerranée de l'*Asterias rubens* Linné et de l'*Echinocardium pennatifidum* Norm.: *Z. Anz. 21 Bd. p. 471.* (29)

1898. — — Echinides et Ophiures provenant des campagnes du Yacht l'« H i r o n d e l l e »: *Camp. Sc. Albert I de Monaco, Fasc. 12, 78 p. 10 Plc.* (30)

1898. — — Sur les *Echinocardium* de la Mèditerranée: *Revue Suisse Z. Tome 6, p. 173, Plc. 6.* (31)

1899. C o n d o r e l l i, M. — Invertebrati raccolti dalla « S c i l l a » nell' Adriatico: *Boll. Soc. Z. Romana, Vol. 8, p. 24.* (32)

1899. L o B i a n c o, S. — Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del Golfo di Napoli: *Mitth. Z. Stat. Neapel, 13 Bd. p. 448* (33)

1903. M o r t e n s e n, Th. — Echinoidea, Part. 1: *Danish* « I n g o l f » — *Exp. Vol. 4, N.° 1, Copenhagen, 193 p. 21 Taf. 12 fig.* (34)

1904. A g a s s i z, A. — The Panamic deep-sea Echini—Report. on an Exploration of Steam « A l b a t r o s s », N. 32: *Mem. Mus. Harvard Coll. Vol. 31, 243 p. 111 Plt. 312 fig.* (35)

1905. C h e c c h i a R i s p o l i, G. — Il genere *Arbacina* trovato vivente la prima volta in Italia: *Naturalista Siciliano, Palermo, Anno 17, N.° 11, p. 1.* (36)

1905. D ö d e r l e i n, L.— Arktische Seeigel: *Fauna Artica, Jena, 6 Bd. p. 373.* (37)

1906. — — Die Echinoideen der deutschen Tiefsee Expedition: *Wiss. Ergeb. D. Tiefsee Exp. 5 Bd. p. 61, Taf. 9-50, 46 fig.* (38)

1906. C h e c c h i a R i s p o l i, G. — Gli echinidi viventi e fossili della Sicilia—I Echinidi viventi: *Palaeontographia italica, Vol. 12, p. 85 Tav. 4.* (39)

1907. M o r t e n s e n, T h. — Echinoidea, Pt. 2: *Danisch* « I n g o l f » *Exp. Vol. 6, N.° 2, Copenhagen, 200 p. 19 Taf. 27 fig.* (40)

1907. C l a r k, H., L y m a n — The Cidaridae: *Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 51, N.° 7, p. 165, 11 Plt.* (41)

1908, D ö d e r l e i n, L. — Die Echinoiden der Deutschen tiefsee-Expedition; *Wiss. Ergebn. D. Tiefsee Exp.* « V a l d i v i a » *1898-1899, 14 Bd. 290 p, 42 e 46 fig.* (42)

1909 K o e h l e r, R. — Echinodermes provenant des campagnes du Yacht « P r i n c e s s e - A l i c e »: Astéries, Ophiures, Échinides et Crinoides.: *Camp. Sc. Albert I de Monaco, Fasc. 46, 317 p. 32 Plc.* (43)

1909. M o r t e n s e n, Th. — Die Echinoideen der deutschen Südpolar Expedition 1901-1903: *Deutschen Südpolar Expedition, 10 Bd. Z. 3 Bd. 113 p. 19 Taf.* (44)

1910. — — On some West Indian Echinoids: *Smithson. Inst. Bulletin 74, Washington, 31 p. 17 Plt.* (45)

1910. — — The Echinoidea of the Swedish South Polar Expedition: *Wiss. Ergeb Scheved. Südpolar Exp. 6. Bd. 114 p. 17 Taf. 38 fig.* (46)

Ricevuto il 16 gennaio 1913. Finito di stampare il 2 agosto 1913.

Studii sullo sviluppo d'*Icerya purchasi* Mask.

Parte II. — Origine ed evoluzione degli organi sessuali maschili. — Ermafroditismo.

pel

Prof. Umberto Pierantoni

con le tavole 1 e 2

Introduzione

In una mia precedente memoria, trattando della origine ed evoluzione degli elementi sessuali femminili d'*Icerya*, ebbi occasione di osservare come questo coccide porga un materiale eccezionalmente favorevole per tale studio, a causa della sua maniera di vita sedentanea su piante assai comuni e facilmente coltivabili, ed a causa della struttura dell'ovario provveduto di tubi monospermii. Se ciò vale per lo studio degli organi sessuali femminili, non è però lo stesso per i maschili, e ciò per la rarità dei maschi, che inoltre non sono sedentanei.

Le presenti ricerche potetti compiere infatti profittando del casuale rinvenimento, fra le innumerevoli larve che ebbi occasione di sezionare per lo studio suddetto, di alcuni esemplari che all'esame delle sezioni mi si rivelarono quali forme larvali maschili.

Il materiale assai più esiguo di quello di cui disposi pel precedente studio non mi permise di trattare l'argomento con la stessa diffusione; tuttavia io potei mettere in rilievo i fatti più importanti della spermatogenesi, i quali, a mio avviso, hanno notevole interesse anche perchè servono spesso di conferma alle osservazioni già pubblicate sull'oogenesi e, dando luogo ad opportuni confronti, ne completano la interpretazione.

Le ragioni per le quali i maschi d'*Icerya* costituiscono dei reperti così rari sono difficili a spiegarsi; sono trascorsi due anni di infruttuose ricerche dal giorno in cui rinvenni le poche larve

maschili che mi servirono per le presenti osservazioni, senza che io sia venuto a capo di rinvenirne delle altre; del resto è noto che per molte cocciniglie il maschio è ancora sconosciuto.

La rarità del reperto di maschi ed il rinvenimento di larve ermafrodite, che mi permette di trattare un argomento del tutto nuovo pel gruppo di animali di cui mi vo occupando, mi inducono a pubblicare i risultati delle mie osservazioni.

Per una terza memoria, ultima parte del presente studio, riserbo la trattazione della ulteriore evoluzione degli organi sessuali, simbiotici e di altri sistemi organici negli embrioni e nelle larve.

I. Materiale e metodi

Come ho già accennato, il materiale su cui ho compiuto il presente studio è costituito solamente da larve maschili, rinvenute fra le femminili, ed in quantità estremamente scarsa. Tali larve maschili, insieme con quelle ermafrodite, furono da me rinvenute in un materiale d'*Icerya* che viveva su piante di *Pistacia*. Le larve maschili non differivano dalle femminili per nessun carattere rilevabile ad occhio nudo, tanto che io mi avvidi del loro sesso solo dall'esame delle sezioni microtomiche. Dopo alcuni rinvenimenti di larve maschili sulle sezioni, ebbi però cura di rilevare bene alcuni dati di morfologia esterna che presentavano altre larve prima di tagliarle e potei così determinare alcuni caratteri sessuali secondarii di cui parlerò nel successivo capitolo. Le larve più grandi, maschili, che potei trovare misuravano 2 mm. a 2 mm. $^1/_2$ di lunghezza.

I metodi usati per le osservazioni furono due di quelli che seguii nel precedente lavoro; e cioè la colorazione sulle sezioni con emallume neutro del Mayer e con ematossilina ferrica, giusta il processo dell'Eidenhein. Con questi metodi potei ottenere la completa utilizzazione del materiale rinvenuto. Il fissatore del Leeuwen anche in questo caso fu da me usato con profitto.

II. Dimorfismo larvale

Dai caratteri delle larve maschili, ricavati nel modo suesposto, potei assodare che nessun dato di morfologia esterna permette l'immediata distinzione delle larve maschili dalle femminili, per lo meno fino alle dimensioni maggiori che io potei osservare di 2 mm. $^1/_2$.

Essendo completamente ignoto lo sviluppo dei maschi d'*Icerya* (i caratteri dell'adulto sono conosciuti solo per pochissimi esemplari che ne sono stati finora trovati) non è possibile richiamare alcun dato precedentemente acquisito in proposito.

Disegnando accuratamente le larve di 2 mm $^1/_2$ come si presentano viste dal lato ventrale, mi accorsi che la morfologia delle antenne costituisce un carattere distintivo abbastanza costante. È noto infatti che il maschio adulto ha antenne provvedute di dieci articoli, come la femmina adulta. Ora nelle successive larve che si accrescono attraverso le mute, questo numero va gradualmente aumentando da 6 al numero massimo di 10. Nelle larve femminili di 2,5 mm. di lunghezza il numero normale degli articoli antennali è di 7 (Fig. 1 *ant*), essendo questa larva alquanto più grande di quella descritta ed illustrata comunemente in trattati di entomologia agraria, e con antenne a 6 articoli. Ora le larve maschili di queste dimensioni che io potei osservare presentavano già 8 articoli antennali (Fig. 2 *ant*), ciò che lascia supporre che la metamorfosi si compia nei maschi più rapidamente, forse attraverso un minor numero di mute che non nella femmina.

Come io già annunziai in una breve nota preliminare (1911) lo studio degli organi sessuali nelle serie larvali mi portò anche al rinvenimento di larve provvedute di organi sessuali ermafroditici. Ora dai dati di morfologia esterna di queste larve, io potei accertare che esse quando misurano mm. 2.5, quando cioè gli organi sessuali sono già ben formati, posseggono antenne con segmenti molto corti, ed in numero di sei soltanto; conservano quindi il carattere che hanno le larve assai più giovani, il che non è in corrispondenza con quanto sarà dimostrato in seguito, che, cioè, l'ermafroditismo di queste larve, dal punto di vista della struttura degli organi sessuali e dello sviluppo delle due parti corrispondenti ai due sessi, ha caratteri prevalentemente maschili.

III. Testicoli ed organi ermafroditici

Gli organi genitali, quali si rinvengono nelle larve maschili di cui sopra, sono collocati nell'addome e nel torace, giungendo colle loro estremità anteriori poco dietro ai ganglii cerebroidi, a cui si approssimano insinuandosi in un'angusta cavità del lacunoma, che si estende, dorsalmente, proprio fin presso i detti ganglii. La loro struttura è semplice e, nel suo complesso, non

molto differente da quanto si potrebbe osservare nell'adulto, dato che in questi organi larvali si riscontrano anche elementi sessuali assai prossimi allo stato di completa maturità. Ma poichè in essi è bene sviluppata ed in piena attività funzionale anche la zona germinativa del testicolo, essi sono particolarmente adatti per osservazioni vertenti ad un tempo sulla struttura e sull'evoluzione dell'organo e degli elementi che lo compongono.

Quanto alla sua costituzione grossolana, l'organo sessuale maschile si compone di due grossi testicoli di forma varia a seconda dell'età della larva: brevi e quasi ovoidi nelle larve più giovani, più allungati nelle larve più prossime all'adulto. In queste, oltre a presentarsi allungato, ciascun testicolo mostra delle strozzature, formanti per tutta la sua lunghezza delle sorta di mammelloni (Fig. 5 *te*). Ma questa fattura, più che con la forma propria del testicolo, io ritengo sia in relazione col fatto che esso si adatta alle anfrattuosità determinate dalle cavità del lacunoma e, più ancora, subisce la compressione degli organi che in questo si trovano, e specialmente degli organi simbiotici, dei muscoli trasversali segmentali dell'addome e dell'intestino, fra cui sono compresi. Essi costituiscono organi vistosissimi, forse i più voluminosi fra gli organi, occupando, come è detto innanzi, le cavità di tutte le regioni del corpo. E ciò, come si comprende, dipende dal fatto che essi, col crescere della larva per raggiungere la forma adulta, si modificano di poco, essendo già in questa in evoluzione quasi tutti gli elementi germinali che ne costituiscono la massa.

Queste due masse testicolari, in cui in avanti non mi è riuscito di mettere in evidenza alcuna traccia del filamento terminale osservato dal Berlese in altre specie di coccidi, in dietro si continuano con due spermadutti brevi ma a decorso un po' tortuoso, che vanno a sboccare ai lati di un piccolo serbatoio o vescicola seminale, che si apre direttamente all'esterno (Fig. 5 *spd*, *vs*).

Ho già accennato al fatto del rinvenimento di larve con organi sessuali ermafroditici; cade qui a proposito di descrivere nella forma complessiva tale organo, salvo a considerarne nel seguente paragrafo la fina struttura.

L' organo ermafroditico non differisce, nella parte posteriore, dall'organo maschile, essendo costituito dai due spermadutti col loro sbocco nella vescicola comune, come nei maschi (Fig. 4 *spd*, *vs*). La porzione corrispondente al testicolo, invece, si presenta in quest'organo assai frastagliata, con apparenza grossolanamente di grap-

polo; ciò dipende dal fatto che la parte maschile è fatta da grossi mammelloni o sfere testicolari, che si trovano a preferenza nella porzione posteriore (*te*), mentre acini più piccoli trovansi anteriormente per costituire la porzione femminile (*ov*). Questi acini più piccoli sono delle vere guaine ovariche (ovarioli) simili in tutto a quelli che si rinvengono negli ovarii giovani. Non mancano in questa porzione anche masse un po' più grandi delle guaine in evoluzione, e queste masse sono perfettamente simili alle masse o rigonfiamenti fatti di cellule ovariche (oogonie) non ancora differenziate dell'ovario larvale (cfr. la precedente memoria sull'oogenesi pag. 330 e 331, e la fig. 16 della tav. 15). La parte femminile è separata talora dalla maschile da una porzione allungata, formante una sorta di peduncolo del grappolo ovarico (Fig. 4 *pe*)

IV. Struttura delle masse testicolari

Per ben comprendere la fine struttura delle masse testicolari è necessario seguire lo sviluppo di giovani larve da poco fuoriuscite dall'uovo, metodo da me seguito anche nel precedente studio sulla oogenesi per l' interpretazione della struttura dell'ovario.

Nelle larve giovanissime i testicoli, coi relativi abbozzi degli spermadutti, appaiono come due organi tozzi, grossolanamente claviformi, la cui parte rigonfia, l' abbozzo del testicolo, si riduce ad un minuscolo ammasso composto da due sorta di cellule (Fig. 6): alcune più grosse (*ceg*) e con grosso nucleo, che sono le vere cellule germinali, ed alcune più piccole (*cc*), che sono cellule epiteliali. Si ripete quindi nel testicolo la condizione già riscontrata nell'ovario, in cui delle due sorta di cellule, che anche in quello si trovano, le più grosse sono quelle che daranno le uova, mentre le più piccole sono le follicolari; salvo che, nel caso dell'organo maschile, le cellule germinali sono meno grandi e quindi la differenza dalle altre è meno sensibile.

Anche nel testicolo, come nell'ovario, le cellule più piccole sono destinate a dare le cellule involucranti dei gruppi goniali (cellule cistiche), come sarà meglio dimostrato in seguito, e le altre le gonadi o cellule spermatogoniali.

Nel testicolo di larve un po' più prossime all'adulto il complesso della struttura è alquanto differente, ma in esso si rinven-

gono tracce sufficienti per ricostruire la derivazione dei diversi elementi.

Esso infatti presenta la struttura, che immediatamente salta all'occhio, di un organo concamerato, il cui parenchima, cioè, è fatto da tante camere ravvicinate fra loro e separate le une dalle altre da tramezzi, costituiti da cellule i cui nuclei si scorgono specialmente nei punti ove convergono le sezioni delle pareti di più camere contigue (Fig. 8 *cc*).

Le camere sono ripiene di un certo numero (vario nelle diverse camere) di cellule nei varii stadii di riposo o di divisione mitotica: le cellule sessuali in divisione spermatogoniale e di maturazione.

Ora per ricostruire la origine di queste due sorta di elementi, basta osservare alcune porzioni del testicolo le quali non si presentano ancora concamerate, ma conservano l'aspetto di masse cellulari caratteristico dei testicoli giovanissimi. Ivi si riscontrano ancora come nel testicolo di larve giovanissime sopra descritto, due sorta di cellule (Fig. 7): le più piccole (*cc*) destinate a formare le pareti delle camere, intercalate alle più grandi (*csg*) le quali moltiplicandosi e facendosi largo fra quelle, formano i gruppi di cellule goniali contenuti nelle camere. Le cellule delle pareti, restando compresse fra più camere, raggruppano i loro nuclei a preferenza nei punti ove, per esservi più spazio, si raccoglie maggior quantità anche di protoplasma: gli spazii cioè compresi fra più camere sferiche. Ciò però non esclude che, dato il meccanismo di formazione di queste camere testicolari, nuclei possono trovarsi anche lungo i tramezzi intercedenti fra due camere. È difficile rintracciare i limiti fra le cellule dei tramezzi, le quali formano tutte insieme una sorta di sincizio alveolato dalle camere gonadiali.

Gli ammassi in cui si inizia la formazione delle concamerazioni testicolari sono presenti specialmente verso la porzione corticale del testicolo, tanto verso il dorso, che alle parti laterali e ventrali, così all'estremo che alla base di ciascun testicolo.

Tuttavia non è solo in queste zone germinative che possono avere inizio le camere testicolari. Infatti, poichè le cellule goniali che danno inizio alle nuove camere non sono sempre quelle che si trovano al limite fra la porzione concamerata e le zone suddette, ma possono nascere anche nel mezzo delle zone medesime, ne risulta che non di rado fra camera e camera, specialmente negli spazii fra più camere, non trovano soltanto cellule del tipo di quelle

dei tramezzi, ma sono anche comprese cellule goniali, le quali col loro moltiplicarsi si faranno spazio in nuove camere interposte alle già esistenti (Fig. 8 *seg*).

Le camere o cisti spermatiche non si producano sempre da una sola, ma spesso da più cellule goniali iniziali concomitanti. Ciò si arguisce da varii fatti e specialmente dal fatto che il numero delle cellule che si trovano nelle camere o cisti, anche se sono nell'identico stadio della loro evoluzione, non è costante, e che non di rado si vedono due cellule goniali vicine contornate ciascuna da una vacuola, ma queste non sono ancora fuse insieme; ora per l'assoluta assenza di un tramezzo cellulare fra queste due cellule è verosimile che esse sieno destinate a riunirsi in una sola vacuola che sarà l'inizio della camera.

Riepilogando dalle mie osservazioni desumo che la struttura alveolata del testicolo larvale sia originata per diverso comportamento delle due sorta di cellule che si trovano differenziate e frammiste fin dalla forma compatta del testicolo dell'embrione: diverso comportamento che consiste nel fatto che le più grandi (goniali) moltiplicandosi, aggruppandosi e facendosi largo fra le più piccole (cistiche), costituiscono le camere spermatiche fra cui queste ultime restano intercalate. La forma singolare e quasi stellata di queste è quindi determinata meccanicamente col prodursi delle cisti o camere testicolari.

Prima di passare all' esame del comportamento delle cellule testicolari nella formazione degli elementi germinali maschili, è utile esporre alcune considerazioni sulla architettura del testicolo, confrontandola con quella di altri insetti che presentano strutture affini, e con quel pochissimo che è noto sullo stesso argomento riguardo ad altri Coccidi.

Il Lecaillon (1902) studiando il testicolo di Collemboli, trova in *Anurida maritima* una struttura che, salvo alcune interpretazioni dell' autore, a mio avviso non del tutto esatte, può completamente riportarsi a quella d'*Icerya* allo stato larvale. Egli parla infatti di una parete testicolare fatta da un sincizio, da cui partirebbero dei prolungamenti intratesticolari insinuantisi fra le cellule goniali in via di differenziazione, ed aggiunge: « Ces prolongements sont ordinairement d'une épaisseure très variable. Ils se réunissent les uns aux autres et forment de véritables alvéoles emprisonnant les cellules intratésticulaires ». A me

non par dubbio, per quanto ho esposto sopra, che la struttura del testicolo larvale (che è poi nei Coccidi il testicolo nel pieno della sua attività produttiva di elementi) in *Icerya* si trovi nelle identiche condizioni del testicolo di *Anurida* descritto dal Lecaillon, se si dà il giusto valore alle parti. È facile difatti il poter riconoscere nelle cellule della cosiddetta parete testicolare del Lecaillon, coi loro prolungamenti insinuantisi fra le cellule goniali, le cellule involucrali (cellule più piccole) che si frappongono alle camere o cisti spermatiche in *Icerya*.

Il Lecaillon descrive, inoltre, una zona germinativa, in cui si ammassano le cellule goniali; questa zona a me pare corrisponda esattamento alle masse di cellule sopra descritte esistenti in varie parti del testicolo d' *Icerya* , quando esso è in piena attività di produzione di elementi sessuali.

In complesso quindi , studiando la struttura del testicolo si può giungere alla conclusione che esso si presenta in *Icerya* in una forma alquanto primitiva, perfettamente paragonabile a quello dei Collemboli inferiori. Tale paragone è fatto, è vero, col testicolo larvale , ma è da tener presente che nei Coccidi la piena attività produttiva di elementi sessuali si rinviene appunto nell'apparecchio sessuale delle larve, in cui sono già spermatozoi formati, mentre nell'adulto, come risulta anche dagli studi del Targioni-Tozzetti (1867), il testicolo si riduce ad un sacco pieno di spermatofori, che dovrà essere esaurito nella brevissima vita imaginale. D' altra parte la presenza delle camere testicolari (spazii od alveoli) ricorda le ampolle del testicolo degli insetti superiori.

Riguardo agli altri Coccidi, quantunque poco o nulla sia stato osservato in proposito, io ritengo che il testicolo da me osservato in *Icerya* ripete completamente un tipo comune a quasi tutti gli insetti di questo gruppo; e ciò mi fanno supporre le ricerche di Targioni-Tozzetti (1867) e di Berlese (1883), il quale del resto si rimette al Targioni per quanto riguarda la struttura di questo organo nei *Dactylopius* e nei Diaspidi. Tuttavia il Targioni, nelle sue ricerche, mirabili del resto pel tempo in cui furono condotte, avendo studiato principalmente su materiale fresco ed adulto, nulla osservò di concreto sulla fina struttura, nè sulla origine e sul significato degli elementi che costituiscono questo organo.

Le ricerche del Targioni sono molto interessanti nella parte che riguarda le spermatofore (spermatoplasti). Queste nei Coccidi adulti riempiono l'intero organo, nel quale non si scorgono

più le concamerazioni, per essere stati riassorbiti i tramezzi. Ciascuna spermatofora è fatta da gruppi di spermatozoi compresi in uno speciale involucro. Io rinvenni e descrissi tali gruppi spermatici, col loro involucro, nell'ovidutto delle femmine anche allo stato larvale in grande abbondanza (v. 1.ª parte, pag. 331): ciò dipende dal fatto che essi passano interi dall'uno all'altro organo genitale durante l'accoppiamento.

Nel lavoro del Witlaczil sull'anatomia dei Coccidi (1886) poco o nulla è aggiunto a quanto era già noto dagli studii del Targioni sul sistema genitale dei Coccidi. La descrizione che l'A. fa del testicolo dei Diaspidi nelle diverse età della larva dimostrano che nelle linee generali in questi animali le cose stanno come nell'*Icerya*, riguardo alle camere ed al successivo prodursi in esse dei fasci spermatici: ma riguardo agli elementi germinali neanche in questo lavoro si rinviene alcun dato, nè altro registra in proposito, per quanto io mi sappia, la successiva letteratura.

Per chi confronti il testicolo dei diversi stadii di sviluppo delle larve d'*Icerya* con l'ovario, risulta evidente che esiste una perfetta corrispondenza fra le due sorta di elementi che si trovano nell'uno, e le medesime due sorta di cellule che si trovano nell'altro. Cellule involucranti ed elementi sessuali (spermatogonie) del maschio trovano il loro riscontro rispettivamente con cellule follicolari ed elementi sessuali (oogonie della femmina); e ciò tanto nella origine (per essere questi due elementi già distinti nell' embrione), quanto nel modo di comportarsi e nel loro destino, come meglio sarà dimostrato in seguito. Ma, per tale corrispondenza specialmente, ha un grande interesse lo studio degli organi ermafroditici.

V. Struttura degli organi ermafroditici

Ho già accennato più sopra che nel corso del presente studio mi accadde d' imbattermi in alcune larve, che, all'esame dei tagli, si dimostrarono provviste di organi genitali partecipanti dei due sessi. Delle forme esterne di queste larve e della grossolana architettura degli organi sessuali ermafroditici ho già detto innanzi.

In ciascun organo ermafroditico è nettamente distinguibile una porzione maschile, costituente un testicolo formato da sfere assai più distinte fra loro che non siano i rigonfiamenti nel testicolo dovuti, come è detto sopra, all'adattamento dell'organo alle cavità irregolari del lacunoma. In un'altra porzione dell' organo,

invece, si nota la conformazione a grappoli, caratteristica dell'ovario, dovuta alla ricca produzione delle guaine ovigere. (Fig. 4 *te*, *ov*.). Quanto alla posizione reciproca delle due parti, nelle varie larve ermafrodite che studiai non rinvenni però nulla di costante, potendosi trovare sviluppate guaine ovariche e sfere o porzioni testicolari in ogni parte dell'organo; ciò è in relazione col modo in cui queste parti si producono, come risulta dall'esame dei tagli.

Osservando infatti le sezioni, si vede che ovunque vi è produzione di uova e di guaine ovariche, immediatamente al disotto, nella massa dell' organo, vi è una zona germinativa in cui si producono abbondanti spermatogonie; per modo che di frequente si riscontra alla periferia dell'organo una zona germinativa che produce oogonie verso la superficie e spermatogonie verso l' interno; le prime moltiplicandosi presto sporgeranno come acini per formare le guaine ovariche con follicolo e nutrici, le seconde produrranno nello stesso modo le camere o capsule testicolari, ripiene di spermatogonie, (Fig. 9 te^1 ov^1).

Spesso le guaine ovariche si prolungano molto in avanti, per la formazione, in ciascuna di esse, di una lunga porzione peduncolare (Fig. 10 *pe*).

Dallo studio delle porzioni germinative dell'organo ermafroditico risulta che in queste si trovano due sorta di cellule, come avviene nell'ovario e, come si è detto più sopra, avviene anche nel testicolo: queste due sorta di cellule sono le germinali o goniali e le epiteliali (follicolari e cistiche); fra queste cellule non è possibile di fare alcuna distinzione, nella zona germinativa non ancora differenziata, poichè non è possibile determinare, se non quando è già incominciata la differenziazione, quali cellule delle germinali sono destinate a formare oogonie e quali spermatogonie. È lecito però di concludere con ogni probabilità di attenersi al vero, che le cellule epiteliali destinate a formare i follicoli delle uova non siano dissimili da quelle destinate a formare le cellule limitanti le camere, capsule o cisti testicolari.

Da ciò risulta chiara la corrispondenza perfetta a cui accennavo dianzi, fra le due sorta di elementi costituenti l'ovario e le due sorta di elementi che si trovano nel testicolo. Come pure è messo in chiaro il vero valore delle cellule limitanti delle camere testicolari, che il Lecaillon considera nei Collemboli come cellule sinciziali della parete testicolare prolungatesi fra le camere, e che invece, da

quanto è detto sopra, risultano essere delle vere cellule epiteliali del testicolo.

VI. Considerazioni sull'ermafroditismo larvale *d'Icerya*

L'ermafroditismo, di per sè raro negli Artropodi, nella classe degli Insetti è addirittura rarissimo e costituisce perciò un fenomeno molto interessante; finora infatti non si conosce che un solo insetto ermafrodita, la *Termitoxenia*, il dittero che si rinviene nei nidi di Termiti, recentemente illustrato dall' Assmuth (1910).

Tuttavia, per quel che riguarda le forme larvali, la letteratura offre qualche precedente in proposito: Heymons nel 1890 trovò nella larva dei maschi di *Blatta germanica* alcune strutture che egli interpretò come differenziazioni ermafroditiche (rudimenti di tubi ovarici); Schönemund (1911) dopo la mia nota preliminare sull'ermafroditismo larvale d' *Icerya* (1911), ha descritto nelle larve di *Perla marginata*, ed anche nell'adulto, la presenza, che egli dice normale, di tubi ovarici insieme con i tubi testicolari. Non mi constano altri precedenti sull' ermafroditismo degli insetti: ad ogni modo il caso da me illustrato dell'ermafroditismo larvale d' *Icerya* è del tutto nuovo per l'ordine degli Emitteri.

In questo caso speciale il fenomeno è più da ravvicinarsi al caso registrato dal Heymons in *Blatta* che a quello di Hassmuth e di Schönemund. Dalle mie osservazioni son condotto a ritenere che le larve ermafrodite siano destinate a dare, in *Icerya*, dei maschi adulti.

E tal convinzione io ricavo da segni non dubbii, quali la quasi completa regressione della parte femminile che potei constatare in alcune larve più prossime alla forma adulta, e la struttura maschile predominante che si nota sempre negli organi genitali ermafroditici, anche nelle parti accessorie di questi.

Dal presente studio risultano i seguenti fatti, interessanti per il loro significato teorico:

1° — la esistenza di cellule goniali indifferenti nella zona germinativa dell'organo ermafrodito, dalle quali per condizioni forse non insite, ma in ogni modo non desumibili dai soli dati di morfologia cellulare, possono formarsi a volta gonadi maschili, ed a volta gonadi femminili;

2º—che tale formazione di cellule di ambo i sessi ha luogo in individui in cui tutta l'organizzazione, quale si rivela specialmente nell'apparecchio sessuale, partecipa del sesso maschile.

Questi fatti a me pare si trovino (almeno pel caso in esame) in opposizione a quelle teorie le quali sostengono che il sesso sia determinato nell'individuo fin nella cellula germinale che ad esso deve dare inizio (ovocellula fecondata o non). E ciò è d'accordo anche coi fatti della spermatogenesi, nella quale, come si vedrà, non si ha esempio di quelle formazioni cromatiche a cui si suol dare importanza di determinanti sessuali (monosoma, eterocromosomi etc.).

VII. Divisioni spermatogoniali e maturative

Ho detto sopra che la formazione degli elementi sessuali maschili avviene in *Icerya* nelle larve di uno a due mm. e mezzo: in larve, quindi, relativamente giovani. Entro ciascuna camera o cisti si notano in questo testicolo un certo numero di cellule che si trovano tutte nella medesima fase di divisione mitotica e che spesso sono anche nella medesima fase in più cisti contigue. Il numero più o meno grande delle cellule di ciascuna cisti è un buon criterio per giudicare se si tratti di spermatogonie, o di spermatociti primi o secondi, giacchè le divisioni spermatogoniali avvengono inizialmente in cisti con una a tre cellule; mentre gli spermatociti secondi e gli spermatidii appaiono in rosette, fatte da un numero assai maggiore di cellule, che possono rispettivamente raggiungere quello di 16 o di 32. Il numero dei cromosomi spermatogoniali è quello di quattro, tipico della specie, ed uguale a quello delle cellule oogoniali, come ho detto nella prima parte del presente studio. Queste cellule spermatogoniali potei rinvenirle in varii stadii della loro moltiplicazione per divisione mitotica, ma non in tutti, dato il numero non grande di esemplari che, come ho notato più sopra, mi fu dato di esaminare e di sezionare. Una serie di fasi di queste divisioni potei però disegnare, ed ordinare in una successione verosimilmente esatta (Fig. 15), che va fino alla metafase, in cui si vedono i quattro cromosomi di forma ovulare, accorciati, disposti in senso longituginale rispetto al fuso acromatico poco visibile (*g*). Le figure più frequenti che si osservano nei preparati sono quelle della fase di riposo, e del periodo profasico.

Nelle figure che mi è riuscito di ricavarne (Fig. 15 *a-g*) si vedono quindi nuclei protobrochi (*a*, *b*) e sinapteni (*c*, *d*); in seguito

incominciano ad apparire i cromosomi sottili, allungati e non di rado evidentemente divisi in senso longitudinale (*f*). Questa serie, naturalmente, è ben lungi dall'essere completa; ma è chiaro che essendo le spermatogonie una o due o tre al più per ogni camera, il loro numero complessivo nelle sezioni è assai scarso; la fase spermatogoniale è quindi la meno adatta allo studio, in tutto il processo della spermatogenesi.

Fra la metafase dell'ultima divisione spermatogoniale e l'ultimo stadio della elaborazione profasica della cinesi degli spermatociti primi, ricorre, nelle mie osservazioni, una nuova lacuna, dovuta evidentemente alla scarsezza del materiale. Tuttavia, poichè a partire dalla fase di formazione dei cromosomi potei ricavare varie figure, mi fu possibile di osservare ciò che più interessa, ossia il modo come si ha la riduzione del numero di essi.

Gli spermatociti primi sono anch'essi in numero relativamente scarso nelle cisti o camere spermatiche (Fig. 8 *csg*); essi mostrano di frequente il materiale cromatico raccolto nel mezzo del nucleo a formare un corpo massiccio a forma di ansa ad estremi diritti o ricurvi, simulando in quest'ultimo caso la forma di un ferro di cavallo (Fig. 8 *csg*).

Il punto di curvatura dell'ansa diviene poi sempre più sottile, e si strozza, come si strozzano anche le due branche, a livello del loro punto di curvatura, e cioè verso la metà del loro decorso; cosicchè, per queste tre strozzature nell'ansa si ottiene una forma somigliante ad una tetrade (Fig. 16, *b*) nello stesso modo come si vide prodursi una forma a tetrade nella costituzione di ciascuno dei cromosomi profasici nella maturazione degli oociti (cfr. la prima parte del presente studio, pag. 369).

Le due metà strozzate dell' ansa finiscono poi per dividersi nel punto di curvatura, formando due cromosomi strozzati nel mezzo e rigonfii agli estremi (Fig. 16 *c*), i quali conservano tale forma, più o meno accentuata, fino alla metafase ed alla diafase.

I cromosomi anafasici hanno anch'essi un aspetto strozzato, ma la strozzatura si nota più accentuata da un lato (Fig. 16 *f*); ciò che fa supporre che la divisione dei cromosomi avvenga in senso longitudinale, e che la superficie appiattita di essi rappresenti il piano di divisione.

Dopo la prima divisione maturativa vi è senza dubbio una intercinesi; gli spermatociti secondi si rinvengono assai di frequente in istato di riposo. In tale stato essi mostrano un nucleolo

centrale o un poco eccentrico, e la cromatina raccolta verso la parete (Fig. 9 *spc*²).

L'ultima cinesi può meglio studiarsi perchè le sue varie fasi si rinvengono nelle numerose cellule formanti rosette nelle diverse cisti del testicolo: ciascuna rosetta, come è detto sopra, contiene cellule in un medesimo stadio della cinesi (Fig. 11 *spc*).

Nelle rosette delle cisti possono trovarsi, oltre le accennate cellule allo stato di riposo, cellule contenenti (Fig. 17 *a-u*):

1. Nucleo a reticolo cromatico sottilissimo, e granuli di cromatina assai visibili, fra i quali non si scorge un nucleolo. (*a*).

2. Nucleo in cui si vede ancora il reticolo cromatico, ma in cui gli addensamenti cromatici ancora più visibili formano un certo numero di gruppetti (*b*), fra cui non potei scorgere formazioni a tetrade.

3. Altri nuclei in cui gli aggruppamenti cromatici sempre più visibili si riducono costantemente al numero di quattro, e si spostano verso la membrana nucleare, mentre il reticolo tende a scomparire nella parte mediana (*c*).

4. Nuclei in cui la cromatina reticolare è scomparsa del tutto dalla parte mediana, e si è ridotta fra i gruppi iniziali, formando una sorta di corona od anello cromatico, con quattro addensamenti (*d*).

5. Nuclei con un'ansa cromatica avente la stessa struttura della forma precedente, e presentante ancora traccia dei quattro gruppi o addensamenti cromatici (*e*).

6. Nuclei con spirema assottigliato, ad ansa, con branche ricurve, in cui non sono più visibili i quattro addensamenti cromatici della forma precedente (*f*).

7. Nuclei con spirema come nella forma precedente, ma assai più grosso e meno lungo (*g*).

8. Nuclei con due cromosomi allungati, dalla cui forma si può arguire che essi risultano dalla divisione trasversale dello spirema, di cui alla forma precedente; qui si nota l' apparire di un centrosoma (*h*) in prossimità della membrana nucleare la, quale d'ora in avanti tende a scomparire.

Nelle forme nucleari evidentemente successive si notano questi due cromosoni divenire sempre più tozzi, fino ad acquistare la consueta forma strozzata o di 8 (*m*), ed insieme si constata lo sdoppiarsi del centrosoma ed il costituirsi del fuso acromatico con la scomparsa completa della membrana (*i*, *l*, *m*); alla metafase i

due cromosomi ancora più raccorciati non mostrano sempre evidente la strozzatura mediana (*n*).

I cromosomi anafasici (*o*) hanno una forma che fa ritenere come probabile la divisione trasversale dei cromosomi profasici, in opposizione a quanto avviene per la divisione precedente.

Le due cellule figlie risultanti da questa divisione tornano allo stato di riposo, ma i nuclei si ricostituiscono senza che le due cellule si distacchino subito. Le cisti o camere testicolari si rinvengono allora ripiene di spermatidii riuniti a paia, aventi l'aspetto di cellule binucleale (Fig. 8, 9, 12, 17 *spt*).

La ulteriore trasformazione degli spermatidii in spermatozoi si svolge sempre in questi spermatidii a paia; si nota infatti dapprima la formazione, in un corpo protoplasmatico piriforme (*q*), di due masse cromatiche (destinate a formare la testa dei due spermatozoi), in corrispondenza delle quali, verso la parte assottigliata del corpo piriforme, si vedono altri due corpi poco colorabili. Se questi siano da interpretarsi come due condriosomi non potrei affermare, non avendo potuto compiere sullo scarso materiale le speciali colorazioni necessarïe per mettere in evidenza queste formazioni protoplasmatiche.

Gli spermatidii restano appaiati (*q*, *r*, *s*) durante tutta la loro evoluzione in spermatozoi (*t*); quando hanno completato tale evoluzione possono trovarsi anche isolati (Fig. 17 *u* e Fig. 13 *spt*).

Gli spermatozoi si raccolgono in fasci o spermatofore, come appaiono nel testicolo dell'adulto: ma non mi fu dato di studiare il processo di formazione di queste spermatofore, non avendo rinvenuto, come dissi, larve maschili più prossime alla forma adulta.

VIII. Osservazioni sulla spermatogenesi

Una ricapitolazione sintetica dei fatti suesposti permette di concludere che la spermatogenesi, nella sua fase maturativa, si compie attraverso due divisioni, entrambe equazionali, e che, quindi, in *Icerya*, dato che il numero dei cromosomi somatici è di quattro e che lo spirema, tanto nella prima che nella seconda divisione, si divide in due cromosomi diacinetici, noi possiamo riscontrare un caso di eumeiosi profasica.

Nella interpretazione di questo fenomeno non dobbiamo perder di vista quanto può osservarsi nella seconda divisione: la condensazione, cioè, dello spirema profasico in quattro punti (Fig.

13 *c*, *d*, *e*), i quali fanno subito pensare ai quattro cromosomi somatici (numero diploidico), che vengono poi a trovarsi a due a due nei cromosomi diacinetici. Tale considerazione non può dar adito alla interpretazione del fenomeno come una pseudoriduzione, che presupporrebbe la esistenza di uno stadio profasico a quattro cromosomi, che non fu riscontrato; permette però di considerare i due cromosomi degli spermatidii come bivalenti. Un tal genere di riduzione ricorda quanto fu osservato da King (1906) in *Bufo lentiginosus*, e da varii autori nel regno vegetale (de Geerts 1909, Gates 1908, 1909, Yamanouchi 1909): la formazione cioè, da uno spirema continuo e non sdoppiato, di cromosomi in serie, nel numero somatico (diploidico) e la formazione di un numero aploidico mediante divisione dello spirema medesimo in pezzi contenenti ciascuno due cromosomi. Tuttavia allo stato dei fatti io penso che, data la formazione di due soli cromosomi, possa ritenersi come più conforme la interpretazione esposta sopra, di una eumeiosi profasica [1]), la quale trova riscontro anche nei fatti della ovogenesi, n cui, come è detto nella precedente memoria (pag. 369) fin dalla profase della prima divisione maturativa si ha la formazione di due cromosomi tetradiformi; e ciò è anche in accordo con la teoria della non continuità dei cromosomi di cui, come misi già in rilievo anche l'oogenesi parla in favore (op. cit. pag. 374).

Ma a parte queste interpretazioni, sulle quali non è dato di pronunziarsi definitivamente se non disponendo di un numero assai maggiore di stadii delle divisioni spermatocitarie, dalle figure di cui sopra si può concludere che nella spermatogenesi d'*Icerya* non si rinviene traccia di un monosoma, quale fu descritto nella spermatogenesi di molti altri insetti; questa osservazione merita di esser messa in rilievo per la grande importanza che la moderna citologia sessuale ha creduto di dover assegnare a questa formazione cromatica del nucleo spermatico. Nello stabilire difatti i confronti con l'oogenesi, l'assenza di un monosoma fa pensare anche alla possibilità di una corrispondenza nella mancanza dell'anello o corpo cro-

[1]) Qualora si volesse dare ai quattro condensamenti spirematici il valore di cromosomi, ne verrebbe di conseguenza che i due cromosomi diacinetici innanzi descritti avrebbero valore di coppie di cromosomi; delle quali, nella prima cinesi, si avrebbe la divisione dei singoli cromosomi di ciascuna coppia per metà (longitudinalmente Fig. 16), mentre nella seconda cinesi si avrebbe invece la disgiunzione degli elementi di ciascuna coppia (Fig. 17 *o*): dovrebbe allora concludersi per una postriduzione.

matico differenziale, che fu descritto nella oogenesi di Coleotteri da varii autori (Giardina, Debaisieux, Günthert etc.): tuttavia la omologia fra questa formazione ed il monosoma, quantunque accennata e discussa da qualche autore (Buchner 1909, Günthert 1910), è ancor lungi dall'essere dimostrata.

Riassunto e conclusioni

I principali risultati del presente studio possono riassumersi nel seguente modo:

Nello sviluppo larvale d'*Icerya puchasi* si possono rinvenire, oltre alle larve maschili e femminili, larve aventi organi sessuali formati da una parte anteriore che produce oociti, ed una posteriore che produce spermatociti. Queste forme larvali ermafrodite non si distinguono alle forme esterne per altri caratteri se non per il numero degli articoli antennali.

Nelle due masse testicolari che occupano quasi intera la lunghezza del corpo, si trovano nello stesso tempo cellule germinali maschili in tutti gli stadii della loro evoluzione da spermatogonie a spermatozoi.

Come nell'ovario si distinguono fin dall'inizio di sua formazione cellule follicolari e cellule germinali, così nel testicolo giovanissimo si distinguono cellule (involucranti o cistiche) destinate a dare le pareti delle cisti spermatiche e cellule destinate a dare le spermatogonie. Tale differenza permane nella zona germinativa del testicolo più maturo, fatta da un ammasso di cellule delle due sorta.

Nel testicolo di larve maschili di due a tre centimetri si notano le cisti o camere spermatiche, limitate da pareti fatte di cellule involucranti e contenenti spermatociti, spermatidii e spermii. Le cisti o camere hanno origine per il fatto che le spermatogonie coll' accrescersi e dividersi si fanno spazio fra le cellule involucranti o cistiche che le circondano.

Nell'organo ermafroditico giovane esiste una zona distale nella la quale si producono oociti, ed una prossimale nella quale si producono spermatociti: fra le due zone vi è una zona di cellule indifferenti, fra le quali non è possibile distinguere per caratteri morfologici quelle che daranno cellule dell'uno, da quelle che daranno cellule dell'altro sesso.

Nell'organo ermafroditico più avanzato nello sviluppo, questa zona indifferente corrisponde ad una porzione peduncolare della parte distale femminile.

Negli organi ermafroditici è evidente la tendenza a regredire della parte femminile. Le larve ermafrodite sono destinate, con ogni probabilità, a divenire dei maschi.

Le divisioni spermatogoniali avvengono per solito in cellule contenute in ispazii iniziali degli alveoli o camere testicolari in numero vario, ma sempre assai limitato; gli spermatociti primi e secondi formano rosette di numero vario ma assai maggiore.

Il numero dei cromosomi spermatogoniali è di quattro, pari a quello delle cellule somatiche.

Gli spermatociti primi e secondi si dividono formando due soli cromosomi. Fra le due divisioni maturative vi è una intercinesi.

Le due divisioni maturative sono entrambe equazionali.

Dato il modo di prodursi dei cromosoni diacinetici dallo spirema, la interpretazione del fenomeno maturativo permette di considerarlo come un caso di eumeiosi profasica. Tale interpretazione è d'accordo con una corrispondente maniera di formazione dei due cromosomi profasici nella oogenesi.

Nella spermatogenesi d'*Icerya* non vi è traccia di un monosoma.

La maniera di produzione dei due cromosomi profasici fornisce, anche nella spermatogenesi, come nella oogenesi, dati di fatto contrarii alla teoria della continuità genetica ed individualità dei cromosomi.

Istituto Zoologico della R. Università di Napoli, Dicembre 1912.

Bibliografia

1910. Assmuth, I. — *Termitoxenia Assmuthi* Wasm. - Anatomisch Histologische Untersuchung: *Inaug. Diss. Berlin.*

1909. Buchner. P. — Das accessorische Chromosom in Spermatogenese und Ovogenese der Orthopteren. zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduction: *Arch. Zellforsch. 3 Bd. p. 935.*

1909. Debaisieux, P. — Les débuts de l'ovogénèse dans le *Dytiscus marginalis*: *La Cellule. Tome 25, p. 207.*

1909. De Geerts, J. M. — Beiträge zur Kenntniss der Cytologie und der partiellen Sterilität von *Oenotera lamarckiana*: *Rec. Trav. Bot. Néerl. 5 Bd. 114 pp. 18 Plc.*

1908. Gates. R. R. — A study of Reduction in *Oenothera rubrinervis*: *Bot. Gaz Vol. 46, p. 179, Plt. 12-14.*

1909. — — The Behavior of Cromosomes in *Oenothera lata* × *O. gigas*: *Bot. Gaz. Vol. 48, p. 1, Plt. 1-3.*

1901. Giardina, A. — L'origine dell'oocite e delle cellule nutrici del *Dytiscus*: *Internat. Monatschr. Anat. Phys. 18 Bd. p. 417, Taf. 17-23.*

1910. Günthert. T. — Die Eibildung der Dytisciden: *Z. Jahrb. Morph. Abth. 30 Bd. p. 301, Taf. 17-23.*

1890. Heymons, R. — Ueber die hermaphroditische Anlage der Sexualdrusen beim Männchen von *Phyllodromia* (*Blatta* L.) *germanica*: *Z. Anz. 13 Bd. p. 451.*

1907. King. H. D. — The Spermatogenesis of *Bufo lentiginosus*: *Amer. Jour. Anat. Vol. 7, p. 345.*

1902. Lecaillon, A. — Sur le testicule d'*Anurida maritima* Laboulb.: *Bull. Soc. Ent. France, Année, 1902 p. 64.*

1809. Pierantoni U. — L'origine d'alcuni organi d'*Icerya purchasi* e la simbiosi ereditaria (Nota preliminare): *Boll. Soc. Nat. Napoli. Vol. 23, p. 147.*

1910. — — Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri: *Z. Anz. 35 Bd. p. 96, 10 fig.*

1911. — — Larven-Hermaphroditismus von *Icerya purchasi*: *Zeit. Wiss. Insektenbiol. 7 Bd. p. 322.*

1912. — — Studii sullo sviluppo d'*Icerya purchasi* Mask. Parte I. Origine ed evoluzione degli elementi sessuali femminili: *Arch. Z. ital. Vol. 5, p. 321, Tav. 14-20.*

1911. Schoenemund, E. — Ueber die hermaphrodite Sexualanlage der Männchen von *Perla marginata* Panz.: *Sitzungsber. Med. Naturwiss. Ges. Münster i. W., Jahrg. 1911 C, p. 2.*

1912 — — Zur Biologie und Morphologie einiger *Perla* Arten: *Z. Jahrb. Morph. Abth. 34 Bd. p. 1, 2 Taf.*

1867. Targioni-Tozzetti, A.—Studii sulle Cocciniglie: *Mem. Soc. Ital. Sc. Nat. Milano, Tomo 3, N. 3.*

1901. Wasmann E.—*Termitoxenia*, ein flugelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern: *Zeit. Wiss. Z. 70 Bd. p. 289.*

1902. — — Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* Wasm.: *Verh. 5. Internat. Z. Congress, Berlin p. 852, 1 Taf.*

1886. Witlaczil, E.—Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden: *Zeit. Wiss. Z. 43 Bd. p. 149, Taf. 5.*

1909. Yamanouchi, S. —Mitosis in *Fucus*: *Bot. Gaz. Vol. 47, p. 173.*

Spiegazione delle Tavole 1-2

Lettere comuni alle figure:

ant, antenna.
cc, cellule delle cisti spermatiche.
cn, cellule nutrici.
csg, cellule spermatogoniali.
int, intestino.
oog, oogonie.
oot, ovociti.
ov, ovario.
ov', porzione ovarica dell'organo ermafroditico.
pe, porzione peduncolare dello stesso.
spc ¹, spermatocito primo.
spc ², spermatocito secondo.
spd, spermadutto.
spt, spermatidio.
spz, spermatozoi.
te, testicolo.
te', porzione testicolare dell'organo ermafroditico.
vs, vescicola seminale.
zg, zona germinativa.

Tavola 1.

Fig. 1. — Larva femminile di 2 mm. ½ di *Icerya purchasi*, vista dal ventre.×24.
» 2. — Parte anteriore di una larva maschile, idem.×24.
» 3. — Parte anteriore di una larva ermafrodita, idem.×24.
» 4. — Sezione sagittale della parte posteriore di una larva ermafrodita: ricostruzione da tagli della porzione destra e mediana dell'organo sessuale.×200.
» 5. — Organo sessuale di una larva maschile della lunghezza di 2-3 mm. ×50.
» 6. — Porzione della massa cellulare di un testicolo giovanissimo da tagli di larve di mm. 1 di lunghezza.×2000.
» 7. — Cellule del testicolo: da una larva maschile di 2 mm. con una spermogonia in via di iniziare la formazione di una camera testicolare nella zona germinativa.×2000.
» 8. — Porzione germinativa di un testicolo, con camere e cisti spermatiche già formate: nelle camere sono contenute spermatogonie. spermatociti primi e spermatidi.×1400.
» 9. — Porzione germinativa di un organo sessuale di una larva ermafrodita assai giovane, in cui si vedono: in alto la parte destinata a dare la porzione ovarica con oogonie in evoluzione ; in basso camere o cisti testicolari, con spermatociti secondi e spermatidii ; e

fra l'una e l'altra, cellule indifferenti, di cui alcune daranno oociti, altre spermatociti.×1400.

Fig. 10. — Sezione di un organo ermafroditico bene sviluppato, in alto gruppi di gonadi femminili sorretti dalla porzione peduncolare; in basso camere testicolari contenenti cellule maschili in vario stato di evoluzione.×65.

Tavola 2.

Fig. 11. — Sezione di due camere o cisti testicolari contenenti spermatociti secondi in cinesi.×1800.

» 12. — Sezione di camera o cisti testicolare contenente spermatidii.×1800.

» 13-14 — Camere o cisti testicolari con coppie di spermatidii evolventisi in spermatozoi.×1400.

» 15. — Figure della cinesi di una spermatogonia.×2000.

» 16. — Figure della cinesi di uno spermatocito primo.×2000.

» 17a-o. — Figure della cinesi di uno spermatocito secondo.×2000.

» 17p-u. — Evoluzione di una coppia di spermatidii in una coppia di spermatozoi.×2000.

Indice

Ricevuto il 30 Gennaio 1913. Finito di stampare il 10 Dicembre 1913.

Nota sui Chetognati raccolti dalla R. N. « Washington » nel Mediterraneo.

del

Dott. Vincenzo Baldasseroni

Il dottor Rudolf von Ritter Zahony [1] nel suo lavoro sui Chetognati raccolti dal « Pola » nel Mediterraneo orientale faceva notare come: « Während die Chätognathenfauna der nördlichen europäischen Meere durch zahlreiche Expeditionen bereits eine eingehende Untersuchung erfuhr, ist man hinsichtlich des Mittelmeeres nur auf spärliche Nachrichten, die sich auf den westlichen Teil beziehen, angewiesen » e dopo aver ricordato le ricerche del « Maia » e del « Puritan » compiute sotto la direzione del Lo Bianco nelle adiacenze di Capri, che contribuirono con nuovi dati alla conoscenza dei Chetognati, soggiunge; « Von anderen Tiefsee Expedition in Mittelmeere (« Porcupine », « Travailleur », « Washington », « Princesse Alice ») ist noch nichts über Chätognathen veröffentlicht worden. » Principalmente per colmare questa lacuna, per quel che riguarda la spedizione del « Washington », mentre il Joubin ed il Germain [2] ci han dato assai recentemente una prima notizia della ricchezza delle raccolte della « Princesse Alice », ho voluto pubblicare i risultati dell'esame dei pochi Chetognati rinvenuti nel riordinamento, che delle collezioni della R. N. « Washington » ha fatto eseguire il prof. Rosa quando ne volle ripreso lo studio.

Purtroppo sono pochi esemplari, probabilmente solo una piccola parte di quelli raccolti, ormai in cattivo stato, catturati forse tutti nelle reti di tulle, che il prof. Giglioli durante ogni stazione e spesso di notte, calava in mare poco al di sotto della superficie.

---

[1]) Ritter-Zahony, R. v. — Chätognathen.—Zoolog. Ergebnisse 14. Exped. S. M. S. Pola in das östliche Mittelmer 1890-1894: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 84. Bd. p. 1, Taf., 1909* (*Estratto 1908*).

[2]) Joubin, L.-Germain, L. — Note sur quelques Chétognathes nouveaux des croisières de S. A. S. le Prince de Monaco: *Bull. Instit. Océanogr. Monaco, N. 228, 1912.*

Come si può rilevare dal seguente elenco, ove sono indicate per ogni stazione le specie raccolte, i Chetognati, che io ho avuto in esame, provengono tutti dalla prima campagna talassografica compiuta dal « Washington », nell' Agosto 1881 : alcune catture sono interessanti, perchè compiute sulle coste della Sardegna, in un mare sinora poco esplorato.

Staz: XIV. — 13 Agosto 1881.
Al Sud dell'isola Cavoli.
Lat. 39° 01′ 28″ 9′ N. Long. 9° 50′ 19″ 3‴ E. Gr.

Sagitta hexaptera Orb. [1]).
Sagitta bipunctata Q. G.
Sagitta sp.

Staz: XV. — 14 Agosto 1881.
Lat: 38° 38′ 04″ N. Long. 9° 45′ 56″ E. G.

Sagitta hexaptera Orb.
Chetognati indeterminabili.

Staz: XX. — 16 Agosto 1881.
All'altezza di Capo Sferracavallo.
Lat: 38° 43′ 28″ N. Long. 9° 50′ 22″ E. Gr.

Sagitta hexaptera Orb.

Staz: XXIV. — 17 Agosto 1881.
Sulla linea fra capo Comino e l'isola di Ponza.
Lat: 40° 37′ 08″ N Long. 10° 40′ 05″ E. Gr.

Sagitta bipunctata Q. G.

Staz: XXX. — 26 Agosto 1881.
All'entrata del Golfo di Napoli in vista di Capri.
Lat. 50° 26′ 62″ N. Long. 14° 07 15″ E. Gr.

Sagitta enflata Grassi.

Aggiungo alcune osservazioni sulle singole specie per ognuna delle quali do i valori risultanti dalle misure eseguite sugli esemplari meglio conservati.

---

[1]) La nomenclatura e la sinonimia da me adottate sono quelle stabilite recentemente (1911) dal v. Ritter-Zahony (Tierreich.—*Chaetognathi*, Lief 29).

Sagitta hexaptera

1911. *Sagitta hexaptera* Orb. (Ritter Zahony v. Chaetognathi. — Das Tierreich. Lief. 29, p. 12).

Di questa specie ho esaminato cinque esemplari, uno di essi è incompleto manca dell'ultima porzione del segmento codale, ha 7 uncini, 3 denti anteriori e 5 denti posteriori, per gli altri quattro valgono i seguenti valori:

Lunghezza mm.	35	37	37	38
Segmento codale %	20	19	20	18
Uncini	6	7	7	7
Denti anteriori	3	4	3	3
Denti posteriori	4	5	5	4

Probabilmente anche i due esemplari, troppo mal ridotti per una sicura determinazione, pescati nella Staz. XV appartengono a questa specie.

Sagitta enflata Grassi.

1911. *Sagitta enflata* Grassi (Ritter-Zahony v. Chaetognathi. — Tierreich. Lief. 29, p. 16).

Questa bella specie fu descritta nel Marzo 1881 su materiale raccolto a Messina dal Grassi [1]) il quale nella sua monografia dei Chetognati [2]) pubblicata nel 1883 nota che questa specie si trova forse anche nel golfo di Napoli: e proprio all'entrata del golfo di Napoli furono raccolti nell'Agosto 1881, pochi mesi dopo della prima descrizione, i due esemplari di *Sagitta enflata* che io ho avuto sott'occhio: il più grande di essi, nel quale sono visibili gli ovari abbastanza sviluppati e le vescicole seminali, è lungo mm. 12 con 9 uncini, 13 denti anteriori ed 8 denti posteriori, il più piccolo è lungo 9 mm. ha pure 9 uncini e 11 denti anteriori e 6 denti posteriori.

---

[1]) Grassi, B.—Intorno ai Chetognati: *Rend. Ist. Lombardo* (2) *Vol. 14, Fasc. 4, p. 199, 1881.*

[2]) Grassi, B. — I Chetognati: *Fauna - Flora Golfes Neapel, 5 Monographie, 1883.*

Sagitta bipunctata Q. G.

1911. *Sagitta bipunctata* Q. G. RITTER ZAHONY v. Chaetognathi.—Tierreich, Lief. 29. p. 19).

Gli esemplari appartenenti a questa specie sono quattro e sono quelli peggio conservati di tutta la piccola collezione: il più grande è lungo 12 mm. con 9 uncini, 6 denti anteriori e 13 denti posteriori, si intravedono ancora le vescicole seminali abbastanza sviluppate; il più piccolo è lungo 8 mm. con 9 uncini, 7 denti anteriori e 14 posteriori.

Dal R. Istituto di Zoologia degli Invertebrati in Firenze. Maggio 1913.

Ricevuto il 21 Maggio 1913. Finito di stampare il 10 Dicembre 1913.

Contributo alla conoscenza dei Cefalopodi abissali del Mediterraneo

Ricerche sulla *Carybditeuthis maculata* n. g. n. sp. dello Stretto di Messina

della

Dr. Anna Vivanti

Assistente dell'Istituto zoologico della R. Università di Pavia

con le tavole 3-5
e due incisioni

I. Le indagini sui Cefalopodi abissali

Le nostre conoscenze sui Cefalopodi abissali si sono ultimamente molto allargate, rendendosi anche maggiormente interessanti per la scoperta di non pochi fra essi provvisti di organi fotogeni.

Già Verany (1851) ebbe la fortuna di scorgere uno di tali Cefalopodi che sembrava sfuggire alla rete dei pescatori, e dice di aver goduto uno spettacolo meraviglioso, dovuto ai « points brillants » sparsi sul corpo dell'animale, il quale cambiando ad ogni istante di colore appariva ora giallo, ora azzurro, ora opalino. E molto più tardi (1895), Joubin paragonava tali organi luminosi « à une lanterne de bicyclette avec son foyer lumineux, son réflecteur argenté et sa lentille convergente ».

Coloro che ebbero per i primi tra le mani un octopodo od un decapodo provvisto di tali organi parlarono semplicemente di corpicciuoli, macchie o tubercoli madreperlacei; solo dopo averli riscontrati in molti esemplari fu determinata la loro complicata struttura. Essi variano di numero e mentre alcuni Cefalopodi ne presentano centinaia, come ad esempio l'*Abralia oweni* (Verany) Hoyle, la quale ne ha a centinaia dal lato ventrale, sotto l'aspetto di palline azzurre; in altri ve ne sono pochissimi e di dimensioni abbastanza notevoli.

In quanto alla posizione si può dire che, con preferenza si trovano attorno agli occhi, molto spesso dal lato ventrale, sia esternamente che internamente; di rado dal lato dorsale.

Hoyle e Joubin, che studiarono minutamente gli organi fotogeni, poterono osservare che la loro struttura non solo è diversa da specie a specie, ma che nel medesimo individuo tali organi differiscono tra di loro; ed ambedue poterono constatare che non si tratta di semplici ghiandole che emettono del muco luminoso, ma che sono organi molto sviluppati e perfezionati. Ciò fu pienamente confermato dagli studi, fatti di recente dal Chun, sulla ricca collezione di Cefalopodi riportati dal viaggio della « Valdivia ».

In seguito alle osservazioni microscopiche, fu constatato che gli organi fotogeni, siano essi più o meno complicati, constano generalmente di una sorgente luminosa, di una o più lenti, del riflettore, e di uno strato di pigmento che li riveste esternamente.

Sulla loro funzione nulla si sa di sicuro, ed ancora oggi se ne parla con incertezza. La maggior parte degli autori è però concorde nell'ammettere che servano per attirare i piccoli animali che possono venire utilizzati come mezzo di nutrimento.

Delle ricerche anatomiche dimostrarono che spesso alcuni organi luminosi sono nascosti dal mantello: si potrebbe domandare a che cosa servano in tal caso, ma anche questo problema è oramai risolto. Il Chun infatti con apparecchi speciali ha fotografato alcuni Cefalopodi viventi, ed ha potuto così accertarsi che molti *Oegopsida*, che in vita sono completamente trasparenti, dopo la morte non lo sono più.

Credo opportuno dare un cenno delle ricerche fatte dai vari zoologi sugli organi fotogeni dei Cefalopodi a partire dal 1894, epoca sino alla quale si estende la monografia di G. Jatta.

Hoyle (1894) trova alcuni organi fotogeni nell' *Histioteuthis rüppeli* e nell'*Enoploteuthis.* Secondo lui sarebbero formati da un pigmento ricoperto da uno strato di cellule cubiche, da una lente che si presenta come una massa gialla priva di struttura cosparsa di nuclei, da uno zaffo (Pfropf) costituito da cellule disposte concentricamente all'asse longitudinale, da una massa chiara trasparente tra lo zaffo (Pfropf) e lo strato di cellule cubiche contenente dei bastoncini (Stäbchen) cosparsi di nuclei. Joubin (1895) riscontra organi fotogeni nell'*Histiopsis atlantica* e nell'*Abralia oweni* (Verany) Hoyle; nel primo sotto forma di macchie bianche, rotonde, della dimensione di 1 $^1/_2$ mm. sparse sulla pelle, nella seconda a centinaia sul lato ventrale. La struttura degli organi dell' *Histiopsi atlantica* differisce da quella degli organi fotogeni dell'*Abralia*

riguardo ai quali Joubin non è sicuro se si tratti di organi che sviluppino luce o calore.

Nello stesso anno 1895 Joubin (1896) trova a Villafranca sul mare un piccolo Cefalopodo che per le rassomiglianze che presenta coll'*Abralia* egli chiama *Abraliopsis*. Esso ha la parte ventrale coperta di piccoli organi perlacei, disposti in linee longitudinali separate da spazi vuoti; altri seguono il bordo sinuoso dell'apertura del mantello ed altri si trovano sul terzo paio di braccia.

Qualche tempo dopo Joubin (1897) studia uno strano *Oegopsida*, il quale ha un aspetto veramente meraviglioso dovuto ad un grandissimo numero (circa 100) di organi fotogeni che adornano il suo corpo; nel 1901 il Principe di Monaco gli affida i Cefalopodi raccolti nelle campagne della « Princesse Alice » (1891-7). Egli potè allora riscontrare che erano state pescate molte forme importanti, tra le quali degna d'interesse speciale era l'*Ancistrocheirus lesueuri*, il quale aveva dal lato ventrale sette tubercoli. Joubin crede che siano organi fotogeni, per quanto, date le cattive condizioni del materiale, le sezioni ottenute non gli abbiano permesso di studiarne la struttura.

Hoyle (1902) descrive gli organi fotogeni della *Pterigioteuthis margaritifera*. La loro costituzione è molto complicata e le diverse parti hanno funzioni differenti. In generale la luce proviene dalla massa centrale, un calice interno funziona da riflettore, un cono interno ed una « Kappe » anteriore convesso-concava da lenti.

Chun (1903) distingue gli organi fotogeni di alcuni Cefalopodi abissali secondo la loro posizione in « Augenorgane, Tentakelorgane, Bauchorgane » ecc. Differiscono l'uno dall'altro per le varie parti che li compongono, e la luce che viene emanata muta d'intensità e di colore. Secondo Chun tali organi non giovano solo come mezzo di attrazione, ma anche « zum Auffinden der Geschlechter ».

Nel 1905 tanto Joubin che Hoyle hanno occasione di avere qualche *Oegopsida* provvisto di organi fotogeni. Alcuni furono trovati tra le Azzorre e le Canarie, altri vicino all'isola di Paternoster (mar di Flores, nord di Sumatra), altri nelle vicinanze delle Maldive e Laccadive.

Meyer (1906) descrive alcune glandole speciali di *Sepiolini* che producono un secreto verde luminoso.

Issel (1908) osserva in uno stadio giovanile di *Pyroteuthis* tre tubercoli con splendore madreperlaceo, circondati da un pigmento nero, che egli ritiene siano, senza dubbio, organi fotogeni simili a quelli riscontrati in *Pyroteuthis* adulte.

Citerò da ultimo la splendida raccolta dì Cefalopodi abissali riportati dalla spedizione della « Valdivia » (Chun 1910). La maggior parte di essi sono provvisti di organi fotogeni la cui struttura e posizione offre uno dei caratteri più interessanti per la classificazione.

II. La « *Charybditeuthis maculata* »

1. Descrizione della specie

In una mia nota preliminare (1912) ho descritto brevemente un nuovo Cefalopodo, che ho chiamato *Carybditeuthis maculata*.

Mi propongo in questo lavoro di precisare e completare la descrizione di questo interessante Mollusco.

La *Charybditeuthis maculata* viene trovata « spiaggiata » sulla costa del Faro ovvero galleggiante alla superficie delle acque dello stretto di Messina. Fu raccolta in più esemplari sino dal novembre 1907 dall'esperto raccoglitore e pescatore Giuseppe Arena, che lo consegnò al prof. Mazzarelli, allora direttore dell' Istituto Zoologico di Messina. Da quell'epoca tutti gli anni il prof. Mazzarelli ne ebbe qualche esemplare.

Si tratta senza dubbio di una forma abissale ad organi fotogeni, che per le particolari condizioni talassologiche dello stretto di Messina, poste in luce dal Mazzarelli in questi ultimi anni (1909), viene dalle profondità dello stretto stesso o dei mari limitrofi trasportata alla superficie, e dallo scirocco rigettata sulla spiaggia del Faro.

Fu trovata in pochi esemplari sempre nei mesi di autunno ed al principio dell' inverno, epoca nella quale spirano i venti violentissimi di sud e sud-est, che combinandosi coll'onda-marea dell'Ionio rendono più intensa la corrente dello stretto (Mazzarelli 1909).

Il Cefalopodo in parola è un Decapodo, appartenente agli *Oegopsida*, che a prima vista sia pei caratteri esterni che per la forma generale va compreso nella famiglia degli *Enoploteuthidae* e nella sottofamiglia degli *Enoploteuthinae*, secondo la recentissima classi-

ficazione del Chun (1910). Per la disposizione perioculare degli organi luminosi, e per tutti gli altri suoi caratteri, esso si avvicina molto ai generi *Enoploteuthis* Rüppel (1845) e *Pyroteuthis* Hoyle (1904); tuttavia un esame accurato ci mostra subito che tra esso ed i

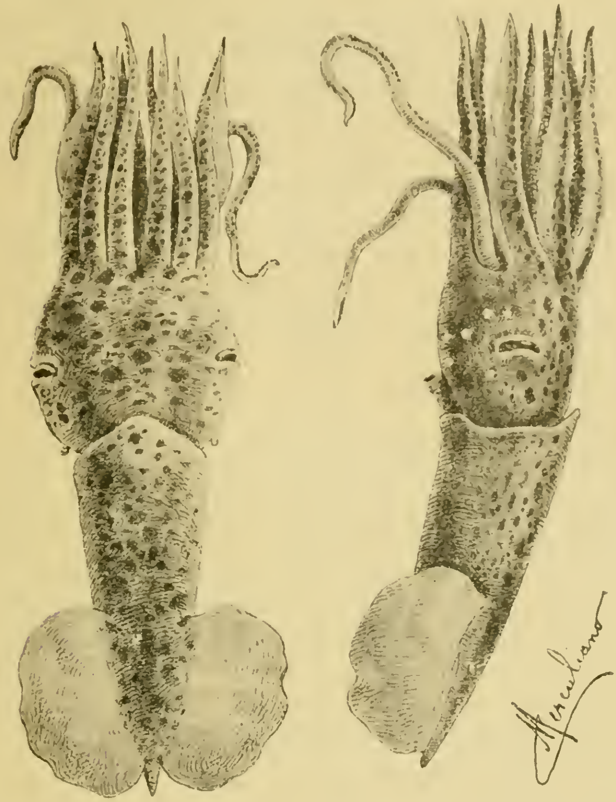


Fig. 1. — Charubditeuthis maculata (ingrandita di 1/3 circa): a sinistra vista dal dorso; a destra visto di lato.

menzionati generi esistono delle differenze abbastanza rilevanti.

Infatti nel genere *Pyroteuthis* le estremità del 1°. 2° e 3° paio di braccia presentano ventose e le braccia tentacolari sono sprovviste di organi luminosi.

Nella forma da me studiata invece le estremità del 1°. 2° e 3° paio di braccia sono nude, e le braccia tentacolari sono provviste di quattro piccoli organi luminosi dal lato esterno.

I caratteri differenziali col genere *Enoploteuthis* sono in maggior numero. Infatti il genere *Enoploteuthis* presenta: le braccia

sessili con due serie di uncini, e con ventose solo nell'estremità; la parte prossimale delle braccia tentacolari con uncini disposti in due serie; gli organi luminosi nel lato ventrale, nel capo e nelle braccia disposti in serie longitudinale e 10 organi perioculari in una sola serie, dei quali i due esterni più grandi degli altri.

La forma da me studiata presenta invece: le braccia sessili con ventose anche alla base; la parte prossimale delle braccia tentacolari con molte serie di 4 ventose ciascuna ed una serie di 4 o 5 uncini, secondo che si tratti di ♂ o di ♀; gli organi fotogeni sul lato ventrale, nelle braccia, e 12 (non 10) attorno agli occhi non disposti in serie longitudinale. Mancano nel capo.

Da tutte queste differenze tra i due generi già conosciuti e il Decapodo di cui mi occupo ho dedotto che questo *Oegopsida* non è nè una *Pyroteuthis* nè una *Enoploteuthis*, e ne ho fatto perciò un nuovo genere, il gen. *Charybditeuthis*, con una nuova specie la *Ch. maculata*.

I caratteri fondamentali del genere vengono pertanto così stabiliti: braccia tentacolari provvedute di organi fotogeni, e con la loro parte prossimale fornita di molte serie di 4 ventose ciascuna e di una serie di 4 uncini (nel ♂) o di 5 (nella ♀); braccia sessili con ventose anche alla base del 1.°, 2.° e 3.° paio, estremità nude; gli organi fotogeni dal lato ventrale, nelle braccia, e 12 attorno agli occhi non disposti in serie longitudinale; essi mancano nel capo.

Passo ora a descrivere la specie.

Il corpo con le braccia sessili distese è lungo in media da 7 ad 8 cm.

Il capo (*Figura 1* nel testo e Fig. 1) è grosso, globoso, allargato. Gli occhi sono grandi, alquanto sporgenti, con apertura ovale-trasversale, in immediato contatto coll'acqua senza accenno alcuno a palpebre. Sotto ciascun occhio si osserva un organo olfattivo che ha l'aspetto di una piccola protuberanza bianca e trasparente. I due organi olfattivi della *Charybditeuthis*, come avviene in tutti gli *Oegopsida*, non si trovano rinchiusi in tasche speciali, ma sono, come dice il CHUN (1910), « nach dem papillenförmigen Typusgebaut ». Egli aggiunge che generalmente hanno la forma di « rundlichen Hockern, oder von kurz resp. länger gestielten Knötchen ».

JOUBIN (1901) li aveva riscontrati in alcuni Cefalopodi riportati da S. A. S. il Principe di Monaco dalla spedizione del yacht « Princesse Alice ».

Il mantello (Fig. 1) ha dei riflessi azzurro-argentei, ed è chiazzato di macchie brune e rosso-violacee, che sono più pallide sul lato ventrale. Lasciando l'animale per un certo tempo in alcool od in formalina, perde quasi completamente la sua iridescenza e non mostra più che tinte chiare e sbiadite. Il mantello è conico, dorsalmente si protrae a punta sul capo, ventralmente presenta due punte sporgenti in corrispondenza degli organi olfattivi.

Le natatoie, trasparenti e d'una tinta gialla chiarissima, sono arrotondate, col margine leggermente ondulato, ed occupano circa la metà inferiore del mantello.

Il gladio (Fig. 2) ha la forma di una foglia, è lungo come il mantello; la rachide presenta 3 coste, 1 mediana e 2 marginali, dalle quali partono due sottili espansioni laterali. E' trasparente e giallastro.

L'imbuto (Fig. 3) sporge alquanto dal mantello, l'organo dell'imbuto (*oi*) presenta la superficie rugosa ed è costituito da 3 pezzi, 1 dorsale e 2 ventrali; quello dorsale, a forma di V capovolto, risulta dall'adesione nella parte anteriore dei pezzi dorsali; quelli ventrali sono irregolari, stretti superiormente, un po' allargati nella parte inferiore.

La linguetta (*l*) è ben sviluppata, trapezoidale, colla base più stretta sul margine libero.

L'apparato brachiale è robusto, e le braccia non presentano gran differenza di lunghezza tra di loro.

Le braccia sessili sono cilindriche allungate, terminate a punta; le braccia del 1.° paio sono le più gracili e le più corte, quelle del 3.° le più robuste, quelle del 4.° le più lunghe.

JATTA (1896) riscontrò nell'*Enoploteuthis margaritifera* RÜPP. delle natatoie solo nel 3.° e 4.° paio. Io invece, come il CHUN (1910) nella *Pyroteuthis* HOYLE, le osservai anche nel 1.° e nel 2.° paio. Nella *Charybditeuthis* le natatoie del 4.° paio percorrono tutta la lunghezza del braccio, mentre quelle del 3.° percorrono solo la metà superiore; quelle del 1.° e del 2.° paio si trovano nell'estremità apicale, sono molto piccole e sottili, tanto che possono sfuggire all'osservatore. Tutte le braccia, ad eccezione delle ventrali, hanno cuopritrici provviste di piccoli cirri, visibili anche ad occhio nudo, ai quali non accennano nè JATTA, nè CHUN. Tutte le

braccia sessili presentano l'estremità nuda; le braccia del 1.°, 2.° e 3.° paio sono armate di uncini e ventose; quelle del 4.° solo di uncini. Nell'*Enoploteuthis*, invece, secondo la descrizione di Jatta (1896), « le braccia sessili sono armate di uncini disposti in due serie ». D'altra parte Verany (1851) studiando la stessa specie aveva trovato che « tous ces bras (sessiles) sont armés d'une double rangée de tubercules charnus, enveloppant une griffe ».

Essi non parlano di ventose, mentre Chun riscontra nella *Pyroteuthis* sia uncini che ventose.

Dalle osservazioni minute fatte sull'apparato brachiale di un individuo maschile di *Charybditeuthis* ho notato ciò che segue:

1.° paio: dalla base all'estremità 6 ventose, 23 uncini, 13 ventose, estremità nuda. Le ventose della base (Fig. 17) sono inserite fra le ripiegature della membrana boccale; avvolte in tubercoli carnosi, caliciformi; sono formate dall'area papillare (Fig. 18) e da due anelli (Fig. 19), di grandezza differente, tenuti insieme da una guaina provvista di piccoli scudetti chitinosi; l'anello più piccolo si presenta più o meno arrotondato, senza denti, l'altro è arrotondato, coi margini ondulati; l'area papillare è ovale e consta di parecchie serie di placchette chitinose rettangolari, il bordo esterno, di un anello con striature radiali. Gli uncini sono inguainati, disposti alternativamente in due file, e sempre più piccoli a misura che si dirigono verso l'estremità. Le ventose dell'estremità (Fig. 20, 21) sono inguainate, sessili, tronco-coniche.

2.° paio: 5 ventose sulla membrana boccale, coi caratteri delle precedenti basali, 21 uncini inguainati, disposti in serie alternata. Estremità nuda.

3.° paio: 4 ventose coi caratteri delle precedenti basali, 18 uncini inguainati disposti in due serie. Estremità nuda.

4.° paio: il destro è ectocotilizzato; il sinistro presenta 28 uncini inguainati, dei quali 16 sono disposti parallelamente e 12 alternatamente.

Chun conta sul braccio ventrale sinistro della *Pyroteuthis* 20 paia di uncini.

L'ectocotile (Fig. 23) è un po' ingrossato e presenta la seguente modificazione: sul lato ventrale del braccio si osserva nel centro un ingrossamento a forma di cercine carnoso; prima di questo vi sono 15 uncini avvolti in tubercoli carnosi in 2 serie, una di 7 e una di 8; a questi fanno seguito altri 21 uncini, dei quali 1 al di sotto del cercine, 6 nascosti da questo, e 14 più piccoli al di sopra.

che giungono sino all'estremità apicale, disposti talvolta in 2 serie alternate, tal altra in una sola serie, come si può vedere dalla Fig. 23.

A JATTA l'ectocotilizzazione dell'*Enoploteuthis* è sconosciuta, non avendo egli potuto studiare che una sola femmina.

CLAUS (1858) descrive così l'ectocotile dell'*Enoploteuthis Owenii*, riscontrato sul braccio ventrale destro: « sopra la parte ventrale si contano solamente 17 piccoli uncini disposti in due serie, una di 8 e l'altra di 9: fra le due serie di uncini corrono alcune ripiegature della pelle che si incrociano fra di loro: la estremità del braccio è ripiegata, ed un ingrossamento a forma di cercine ne copre la faccia interna e l'avviluppa fino all'apice ».

CHUN riguardo alla *Pyroteuthis* conta « zehn Haken auf der dorsalen Reihe und acht auf der ventralen. Da wo sich der Lappen herüber schiebt, sind nur drei kleine in einer Reihe verlaufende Haken wahrnehmbar, denen dann distalwärts bis zur Spitze acht alternierende, allmälich an Grösse abnehmende folgen. Näpfe sind auch an der Spitze nicht nachweisend ».

L'ectocotilizzazione della *Charybditeuthis* non corrisponde assolutamente a quella descritta da CLAUS e differisce da quella osservata da CHUN pel numero degli uncini. Ciò però che mi è risultato all'esame microscopico, e che non hanno notato nè CLAUS nè CHUN nelle specie da essi rispettivamente studiate, è che i 15 uncini disposti in 2 serie, una di 7 e l'altra di 8, hanno una forma del tutto speciale. Dal tubercolo carnoso, infatti, invece di un solo uncino, ne sporgono due, che, aprendo il tubercolo, si vedono inseriti sulla medesima piastra. Li raffiguro in tre posizioni diverse (Fig. 5, 6 e 7) perchè si possa comprenderne meglio la forma.

Le braccia tentacolari (Fig. 4) sia per la forma che per il numero e la disposizione degli uncini (Fig. 14, 15), e delle ventose sono simili a quelle dell'*Enoploteuthis margaritifera* RÜPP.; il maschio però, invece di avere 5 uncini come la femmina, ne ha solamente 4. Le ventose sono pedicellate, provviste di anello corneo con denti conici (Fig. 11, 12, 13).

L'organo di adesione (Fig. 9, 10) è differente. Io ho trovato 3 pulvilli e 3 ventose sopra ciascun braccio. JATTA invece osserva sopra uno dei tentacoli 3 ventose ed 1 cuscinetto, sopra l'altro 1 ventosa e 3 cuscinetti, in modo da descrivere la figura di un triangolo.

La membrana boccale è molto sviluppata, bruno-violacea, con parecchie ripiegature longitudinali interne.

Il bulbo è grosso; il becco robusto (Fig. 24, 25); la branca superiore più larga e meno adunca della inferiore.

La radula (Fig. 22) presenta 7 serie di denti, 1 mediana, 2 laterali, 4 marginali, corrisponde quindi alla formula (3321233). La differenza che si osserva con la radula dell'*Enoploteuthis* consiste in ciò che, mentre nell'*Enoploteuthis* i denti delle serie laterali sono più piccoli di quelli della serie mediana, io eseguendo delle misure nella *Charybditeuthis* ho ottenuto i seguenti risultati: i denti della serie mediana variano da 117.60 a 147.00 μ, quelli delle laterali da 132.30 a 161.70 μ, quelli della marginale interna da 161.70 a 191.10 μ, quelli della marginale esterna da 191.10 a 220.30 μ. Nella *Charybditeuthis* dunque i denti delle serie laterali sono più grandi di quelli della mediana.

Sopra un esemplare di sesso maschile ho preso le seguenti misure:

Lunghezza del capo	13	mm.
Diametro trasversale del capo	20	»
Lunghezza delle braccia sessili:		
1.° paio	11	»
2.° »	21	»
3.° »	16	»
4.° »	11	»
Lunghezza delle braccia tentacolari	40	»
» del mantello	35	»
» delle natatoie	17	»
Larghezza » »	15	»

I piccoli della *Charybditeuthis maculata* non si conoscono.

2. Cenno sugli organi interni

Aprendo l'animale mediante un taglio dal lato ventrale, appare subito l'imbuto, che va sempre più allargandosi sino alla base. Dal lato dorsale dell'imbuto partono i muscoli depressori che scompaiono sotto la base delle branchie. L'organo di resistenza è dato da una fossetta nella quale si inserisce una cresta cartilaginea. Il muscolo collare è robusto e porta dorsalmente la piastra nucale alquanto arrotondata superiormente e leggermente appuntita inferiormente. Sotto l'imbuto termina l'ano, che presenta due prolungamenti laterali, sottili e trasparenti.

Se con cautela separiamo dall'animale l'apparato digerente, lo vediamo formato dal bulbo boccale, dal quale sporge

il becco adunco, facilmente riconoscibile per la sua colorazione rosso-violacea. Il bulbo boccale si restringe a poco a poco nell'esofago che con andamento tortuoso penetra nello stomaco principale (Hauptmagen CHUN). Questo è sacciforme, allargato, e comunica collo stomaco cieco o secondario (Nebenmagen CHUN) caratterizzato da numerosi solchi che, con andamento a spirale, irradiano dal punto dove il pancreas sbocca nello stomaco cieco. Il pancreas ricopre in parte l'intestino medio, che si prolunga nello intestino retto, il quale a sua volta va a terminare nell'ano tra i suoi due prolungamenti.

Ho tentato di osservare i residui di cibo nello stomaco, ma non sono mai riuscita a trovare qualche cosa di interessante, nè che potesse darmi un' idea precisa della profondità a cui vive la *Charybditeuthis maculata.*

L'apparato genitale occupa la maggior parte del sacco viscerale. Nel maschio è formato dalla tasca degli spermatofori o tasca genitale. Gli spermatofori si riconoscono facilmente attraverso le sottili pareti della tasca stessa, sia pel loro colore bruno-rossastro, sia per la loro disposizione parallela. La tasca genitale, da un lato presenta un' apertura, dall'altro termina a punta e mediante un lungo e sottile vaso efferente sbocca nell'apparato sessuale maschile tra la prostata e la 3.ª vescicola seminale. La prostata è allungata, a fondo cieco. La 3.ª vescicola seminale è tenuta unita alle altre due mediante un sottile strato di tessuto connettivale. La 2.ª vescicola seminale è reniforme, presenta dei solchi ben netti, e segue l' andamento della terza. La 1.ª vescicola seminale è sacciforme, più grande della 2.ª, ventralmente ha un'apertura donde parte il vaso deferente che mediante un largo sbocco entra nella tasca celomatica.

Nella femmina l' apparato genitale consta di due glandole nidamentali molto grandi, lunghe 11 mm., larghe 4 mm., che ricoprono in parte l'ovario. Tutte le femmine studiate sono sessualmente mature. Le uova trasparenti, globose, giallastre, hanno un nucleo grosso e rotondo, e sono a diverso grado di sviluppo. Esiste un solo ovidutto a sinistra che sbocca nella glandola dell'ovidutto. Questo si riconosce subito perchè è pieno di uova appiattite, disposte regolarmente in 5 serie, crescenti dal basso all'alto; sono completamente mature, e quelle più prossime ad uscire oltrepassano anche il millimetro di diametro.

3. Organi fotogeni

Riguardo agli organi luminosi o fotogeni, premetto che, avendo avuto l'occasione di osservare individui di ambo i sessi, ho potuto riscontrare che la posizione perioculare di tali organi, come anche di quelli che si trovano al di sotto del mantello, è sempre la medesima, sia che si tratti di un maschio o di una femmina. Sul lato ventrale degli occhi (vedi *Figura* nel testo a pag. 59) si osservano per trasparenza 6 organi luminosi che hanno l'aspetto di macchie madreperlacee più o meno arrotondate, circondate da un pigmento bruno; togliendo il sottile strato di pelle che circonda l'occhio, se ne trovano ancora 6, di cui 3 piccolissimi giacciono sulla superficie inferiore del bulbo oculare. Facendo un taglio del mantello dal lato ventrale (Fig. 16) ci colpisce subito la presenza di 2 grossi organi luminosi piriformi, situati simmetricamente alla base dell'imbuto; la faccia superiore ha splendore madreperlaceo, con riflessi prevalentemente verdastri, l'inferiore è costituita da uno strato di pigmento nero; 3 più piccoli sono situati in una sola fila orizzontale tra i reni, si presentano talvolta con riflessi d'un azzurro intenso, talvolta bianchi; quello centrale è ovale e più grande dei due laterali che sono rotondi; 1 è situato alla base di ciascuna branchia, 2 lungo la linea mediana addominale ed 1, piccolissimo, all'estremità posteriore del gladio. Questi ultimi 5 sono arrotondati, bianco-argentei superiormente, bruni inferiormente.

Tale disposizione degli organi luminosi corrisponde a quella della *Pyroteuthis* Hoyle descritta dal Chun.

Verany e Jatta accennano alla presenza nell' *Enoploteuthis margaritifera* Rüpp. di macchie perlacee, circondate di nero, che secondo il Verany sparirebbero al momento che l'animale muore, mentre Jatta dice che « le macchie metalliche non spariscono con la morte ma diventano perlacee ». Certamente tali macchie non sono che organi luminosi.

Io ho inoltre osservato al di sotto dell' organo di adesione, dal lato esterno delle braccia tentacolari, 4 organi luminosi, in forma di macchie un po' rigonfie, opalescenti, coperti dalla pelle, dei quali non parla il Chun riguardo alla specie da lui studiata.

Organi fotogeni tentacolari

Gli organi fotogeni delle braccia tentacolari sono posti a varia distanza tra di loro; l'ultimo è situato alla base dell' organo di adesione. Misurano da 462. 50 a 370 μ circa.

Facendo delle sezioni sia longitudinali che trasversali del braccio, in corrispondenza dell'organo fotogeno, e colorando con eosina ed emallume, sono riuscita a vedere bene tutti i particolari.

In sezione trasversale (Fig. 35) osserviamo l'organo luminoso situato all'estremità del braccio. È costituito semplicemente dalla sorgente luminosa (*sl.*) (Leuchtkörper del Chun) e dalla lente (*l.*) (Linse del Chun). La sorgente luminosa è costituita da cellule poliedriche che mostrano nettamente i loro contorni; in queste sono visibilissimi i nuclei ovali od arrotondati, nei quali spesso si riesce a scorgere anche il piccolo nucleolo. Alla periferia i nuclei sono molto più numerosi e disposti fittamente uno vicino all'altro.

La lente risulta da moltissime fibre, a splendore setaceo, che dalla periferia dell' organo luminoso si dirigono radialmente verso la sorgente. I nuclei delle fibre sono di forma irregolare, generalmente allungati. All'esterno dell' organo fotogeno non esiste quello strato di pigmento bruno che, come vedremo in seguito, presentano tutti gli altri organi fotogeni della *Charybditeuthis maculata.* Nel centro della sezione si scorge il nervo tentacolare (*nt*).

Tutto il braccio è percorso da fibre muscolari (*mbr*) tra le quali appaiono qua e là i nuclei ovali, e disposti regolarmente lungo la periferia si osservano numerosi fasci di muscoli longitudinali ((*m l*).

Nella sezione longitudinale (Fig. 28) l' organo fotogeno ha l'aspetto lenticolare e mette perfettamente in evidenza la sua struttura.

Organi fotogeni degli occhi

Gli organi fotogeni degli occhi sono dodici, e secondo la loro dimensione possiamo dividerli in tre gruppi. Tre più grandi, ovali, disposti in una sola fila, dalla loro parte allungata misurano, in un individuo esaminato, il primo mm. 1.850.00, il secondo mm.

2.312.50, il terzo mm. 1.480.07. Tre piccolissimi, situati dal lato inferiore del bulbo oculare, misurano uno 462.50 μ, gli altri due 323.75 μ. I rimanenti sei hanno una grandezza intermedia; cinque sono sparsi irregolarmente attorno all' occhio, ed uno al di sotto della pupilla.

Ho fatto le inclusioni di questi organi sia in paraffina, che in celloidina, ma ho ottenuto migliori risultati colle inclusioni in celloidina. Date le cattive condizioni del materiale, le sezioni di rado riescono sottili e complete; esse mostrano tuttavia abbastanza bene gli elementi che le compongono. Tutti gli organi fotogeni degli occhi hanno la medesima struttura, l'unico che differisce è quello situato sotto la pupilla.

Consideriamo una sezione trasversale di un organo fotogeno perioculare: la sua forma è allungata; nel centro v'è la sorgente luminosa conica, costituita da moltissime cellule poliedriche avvicinate le une alle altre, fortemente rifrangenti, aventi un grosso nucleo centrale. I nuclei hanno nucleoli che si presentano come punti colorati intensamente in violetto. Verso la lente, la sorgente luminosa presenta delle cellule squamose tra le quali appare un tessuto di fibre connettivali. La sorgente luminosa è circondata dalla lente e dal riflettore.

Il riflettore è dato da un' infinità di cellule lenticolari (Schuppenzellen CHUN; scales HOYLE) squamose, le quali, come dice il CHUN: « wie die Schalen einer Zwiebel conzentrisch ineinander geschachtelt sind, teilweise auch parallel nebeneinander verstreichen. Zwischen diesen Lamellen sind längliche Kerne nachweisbar » (CHUN 1910, p. 44). Le cellule del riflettore hanno una forma irregolare, alcune si presentano lisce, altre punteggiate; sono fortemente rifrangenti ed iridescenti. Ho tentato tutte le colorazioni possibili per vedere se posseggono il nucleo, ma in generale la cellula acquistava una tinta omogenea, mentre molto raramente il nucleo appariva con evidenza. Facendo dei semplici preparati in glicerina, ho potuto scorgere in quasi tutte le cellule il nucleo, e credo perciò di non cadere in errore asserendo che esso esiste.

Al riflettore appartiene ancora un sistema di lamelle fibrose che, partendo dalla sorgente luminosa, si estende sino alla base della lente.

La lente è formata da uno strato di tessuto connettivo che risulta dall'insieme di sottili fibrille, fra le quali si osservano dei

nuclei allungati, o da uno strato di grosse cellule ovali, amorfe, poste al di sopra della sorgente.

Tutto l'organo luminoso è circondato da uno strato di pigmento bruno.

L'organo fotogeno situato sotto la pupilla (Fig. 26 e 30) si scorge attraverso la pelle. Osservando colla lente si vede composto di due parti: un piccolo corpo ovoide nero e al di sopra un corpo emisferico bianco.

Il corpo bianco rappresenta la lente (Fig. 30 *l.*) formata da un grosso strato di tessuto connettivo. Le fibrille connettivali si anastomizzano fittamente tra di loro e sono cosparse di grossi nuclei rotondi. Dalla descrizione di altri organi fotogeni potremo vedere che questa è l'unica lente le cui fibrille si anastomizzano tra di loro; in generale esse sono disposte regolarmente in fasci paralleli.

Il corpo ovoide nero è ricoperto da uno strato di pigmento (*pg*) e mostra nel suo interno (Fig. 30) delle cellule concentriche lenticolari, amorfe che costituiscono il riflettore (*rfl*). La sorgente luminosa (*sl*) è centrale, rotonda, data da cellule poliedriche, delle quali difficilmente si distinguono i contorni, con grandi nuclei ovali, provvisti di nucleolo.

Lo strato di pigmento esterno è giallastro.

Organi fotogeni dell' imbuto

Sono i più grandi di tutti, misurano 1.433.75 mm., situati simmetricamente vicino all'ano, in parte vengono nascosti dall'imbuto. Mostrano dei riflessi veramente meravigliosi che non scompaiono anche se l'animale da tempo è conservato in formalina. Le Fig. 29, 31 e 32 rappresentano 3 sezioni dell'organo fotogeno anale, il quale ha una struttura molto complicata.

La prima e la seconda figura ci fanno vedere la lente costituita da due parti.

La Fig. 31 presenta un tessuto connettivo, che nella parte centrale consta di fibrille (l^1) che decorrono parallelamente in fasci longitudinali, provvisti di nuclei allungati; alla periferia le fibre (l) del connettivo anastomizzandosi tra di loro lasciano qua e là degli spazi vuoti, chiari e nell' insieme si dispongono come le maglie di una rete. La parte periferica trattata con eosina si colora intensamente in rosso, la centrale invece rimane più pallida ed in essa spiccano maggiormente i nuclei tinti in azzurro dall' emal-

lume. Infine attorno allo strato periferico se ne osserva un altro (l^2) che presenta la medesima struttura di quello centrale.

Nella Fig. 29 appare la seconda parte della lente. Si tratta di moltissime cellule ovali (*lco*) disposte in diverse serie concentriche, che in parte si sovrappongono le une alle altre; sono amorfe e contengono una sostanza fortemente rifrangente.

La Fig. 32 rappresenta il riflettore ed il corpo luminoso. Anche la sorgente luminosa è formata da due parti che differiscono completamente tra di loro per la struttura.

La parte superiore è data da una massa chiara, amorfa nella quale vi sono molti nuclei (*cs*) sparsi irregolarmente. La maggior parte di essi sono semilunari, talvolta si uniscono per le loro estremità, tal altra per la loro parte centrale, prendendo così l'aspetto di una sella. Chun ha osservato qualche cosa di simile negli organi fotogeni della pelle e degli occhi dell'*Abraliopsis Morisii*, dell'*Abralia* e dell'*Enoploteuthis leptura.*

Così infatti dice il Chun (1910) riguardo al Leuchtkörper degli organi luminosi della pelle: « Der Leuchtkörper (internal cone Hoyle) liegt im Centrum des Organes; wird von den Seitenwandungen des Reflectors umfasst und nach vorn von dem Hinterrand der Linse begrenzt. Er setzt sich aus zwei Partien zusammen, von denen die hintere regelförmig ausbreitet. Beide Partien besitzen eine verschiedene Struktur, die hintere ist durch grosse, kugelige oder ovale gelegentlich auch unregelmässig gestaltete Kerne ausgezeichnet, die in eine helle Masse eingebettet sind, welche keine Zellgrenzen erkennen lässt. Die vordere Partie zeichnet sich durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen aus, welches durch zahlreiche, kugelige, gelegentlich auch unregelmässig gestaltete glänzende Schollen bedingt wird, zwischen sie zwängen sich die Kerne ein und nehmen dadurch äusserst unregelmässige vielfach gebuchtete Form an. Offenbar entspricht diese Lage jenen stark lichtbrechenden Körpern, die bereits Joubin (1895) im Centrum des Leuchtorganes von *Abralia* wahrgenommen hat. Bei einer aus dem Indischen Ocean (Stat. 249) stammenden leider durch die Dredsche stark zerfetzten *Abralia* fand ich diese Körper aus zwei ungleichgrossen, halbmondförmig gestalteten Hälften aufgebaut, ähnlich wie bei einem Sattelgelenk im rechten Winkel sich kreuzten. Auch bei *Enoploteuthis leptura* vermochte ich ein kugeliges gestreiftes Gebilde im Centrum des Leuchtkörpers nachzuweisen, das indessen ebensowenig wie die analogen Bildungen von *Abralia* Kerne im

Innern erkennen liess. HOYLE erwähnt nicht die von mir hervorgehobene Zweiteilung des Leuchtkörpers, macht aber auch auf die unregelmässige Gestaltung der Kerne aufmerksam ».

Si può vedere da ciò che, già prima del CHUN, JOUBIN e HOYLE avevano osservato questi nuclei così irregolari di forma, che corrispondono certamente ai corpi semilunari trovati da me negli organi fotogeni dell'imbuto della *Charybditeuthis maculata.*

La seconda parte della sorgente luminosa (*sl*) non si avvicina per nulla a quella descritta dal CHUN.

Nell'*Abraliopsis Morisii* infatti è formata da zolle bianche, rifrangenti, arrotondate; come mostra invece la figura, nella *Charybditeuthis* è data da cellule poliedriche, provviste di grossi nuclei, le quali osservate a forte ingrandimento mostrano nettamente i loro contorni.

Il riflettore (*rfl*) consta di cellule squamose, granulose, irregolari, iridescenti. Esse differiscono da quelle degli organi fotogeni degli occhi pei loro margini maggiormente frastagliati. In sezione prendono l'aspetto allungato, fusiforme.

L'organo fotogeno dell'imbuto è circondato alla sua periferia da uno strato di pigmento bruno.

Organi fotogeni branchiali

Sono situati alla base delle branchie, piccoli, tondeggianti; misurano 786.25 μ. Ho fatto molte sezioni di questi organi, ma in tutte manca la lente, che veniva lacerata dal coltello del microtomo. Mi è riuscito così impossibile vedere come è formata, ma certamente consta di fibre connettivali a splendore setaceo. La sorgente luminosa presenta sempre la medesima struttura, è posta in centro ed è circondata dalle cellule squamose, concentriche costituenti il riflettore. Attorno v'è il solito strato di pigmento bruno.

Organi fotogeni ventrali

Sono sei; tre disposti in senso orizzontale, dei quali quello centrale ovale, allungato misura da un lato 786.25 μ, dall'altro 462.50 μ; quelli laterali misurano 462.50 μ. Tre disposti lungo la linea mediana del mantello decrescono gradatamente dall'alto al basso, il primo misura 555.00 μ, il secondo 462.50 μ, il terzo 370.00 μ.

Si presentano tutti colla superficie bianca; inferiormente sono tutti rivestiti da un pigmento scuro. La superficie bianca rappresenta la lente, basata sempre sul medesimo principio; è data cioè da tessuto connettivo, in cui le fibre, come vedremo nella descrizione dei singoli organi, decorrono in vario modo. La sorgente luminosa è, per tutti gli organi fotogeni ventrali, ovale, cosparsa di grossi nuclei con nucleolo molto visibile. Il riflettore è dato da cellule squamose, disposte concentricamente, granulose, coi margini irregolari, di tinte pallide, generalmente giallo-verdastre.

Degli organi fotogeni orizzontali, quello centrale mostra in quasi tutte le sezioni la lente lacerata; quando esiste, le fibre hanno un andamento irregolare, e difficilmente si può comprendere quale sia la loro vera direzione.

Negli organi fotogeni posti lateralmente a quello centrale, le fibrille della lente hanno splendore setaceo e dal margine anteriore della sorgente luminosa si dirigono parallelamente in fasci longitudinali verso la perìferia.

I loro nuclei sono molto allungati e numerosi.

Il primo dei tre organi fotogeni posti lungo la linea mediana del mantello presenta la superficie bianca divisa da un leggero solco longitudinale in due metà.

La Fig. 33 ci presenta una sezione trasversale di tale organo. La sorgente luminosa (*sl*) è nel centro, di forma allungata, data da cellule delle quali non si distinguono i contorni, provviste di nuclei. Il riflettore (*rfl*) consta di grosse cellule squamose, che in sezione si presentano fusiformi, disposte in serie concentriche, addossate le une alle altre.

La lente (*l*) è formata da un sistema di sottilissime fibre connettivali, che hanno un andamento del tutto differente da quello che presentano le fibre delle lenti degli organi fotogeni sinora studiati. Noi vediamo infatti che una piccola parte di fibrille (*lp*) prendono nell'insieme un aspetto piriforme e mostrano la parte appuntita rivolta verso la sorgente luminosa; le rimanenti fibrille (*l*) costituiscono la maggior parte della lente, hanno un andamento ricurvo, colla parte convessa rivolta verso la periferia.

I loro nuclei sono allungati ed hanno la medesima direzione delle fibrille. Attorno all'organo notiamo il solito strato di pigmento bruno.

L'organo fotogeno successivo differisce dal precedente per la struttura della lente (Fig. 34), le cui fibre sono raggruppate in

due fasci aventi un decorso divergente; l'uno cioè si dirige verso destra, l'altro verso sinistra.

L'ultimo organo fotogeno (Fig. 27) addominale è posto all'estremità del gladio; è il più piccolo di tutti e misura 370.00 μ. La sua struttura interna è radiale. La sorgente luminosa (*sl*) è rotonda, cosparsa di grossi nuclei ovali od arrotondati. Da un lato viene circondata dal riflettore, fatto di cellule squamose, piccole, a contorno irregolare che presentano la solita disposizione concentrica. Dall'altro sporge la lente (*l*), la quale è costituita da fibrille che dalla sorgente irradiano verso la periferia. Il loro splendore setaceo dà all'organo fotogeno dei riflessi argentei. Uno strato di pigmento bruno circonda tutto l'organo.

Come si vede, gli organi fotogeni della *Charybditeuthis maculata* variano per grandezza e forma, sono basati sopra diversi principi, ed è difficile poter dire quale sia la loro funziona biologica. Per la struttura si avvicinano a quelli della *Pterigioteuthis Giardi* H. Fischer descritta dal Chun (1910).

Gli organi addominali sono nascosti dal mantello, e non si vedono che aprendo l'animale, ma senza dubbio, quando la *Charyibiteuthis* è viva, è trasparente. Ciò viene confermato dal fatto che un esemplare, trovato sulla spiaggia di Ganzirri nel gennaio del 1913, mostra ancora attraverso al mantello i due ultimi organi fotogeni. Rimanendo per lungo tempo l'animale in formalina scompariranno completamente queste ultime tracce della trasparenza del corpo della *Charybditeuthis maculata*.

Debbo ora aggiungere qualche particolare riguardo ad un piccolo animale che si trova solitamente nascosto sotto il mantello della *Charybditeuthis maculata*, e la cui presenza è assai interessante.

Si tratta infatti di una piccola Spugna acalcarea, che suol trovarsi situata dal lato dorsale, fortemente aderente alla superficie esterna della membrana del sacco viscerale, così come osservasi nella Fig. 8.

Questa membrana (*mc*) presenta attorno alla Spugna numerose ripiegature e mostrasi in tal regione assai più spessa che altrove. Nel centro è adagiata la Spugna (*Sp*), che si scopre solo allorchè si toglie il gladio. Come si vede dalla figura, essa è situata

sotto il muscolo collare che in parte ricopre la membrana che la circonda. Ciò però che è molto strano è che la Spugna non si trova mai negli individui maschili, ma costantemente, e sempre nella medesima posizione, nelle femmine.

In quali rapporti questa Spugna — che mi riservo di studiare in seguito in modo particolare — viva col Cefalopodo al quale aderisce, non è possibile dire per ora. Pel momento mi limito quindi soltanto a segnalare la singolarità del fatto, che non trovo nella letteratura in alcun modo menzionato.

Pavia, Istituto Zoologico della R. Università, aprile 1912.

Bibliografia

1851. Verany, J. B. — Mollusques méditerranés.—Céphalopodes de la Mediterranée: *Gênes*, *p. 82*.

1858. Claus, C. — Ueber die Hectocotylenbildung der Cephalopoden: *Arch. Naturg. p. 257, Taf. 10.*

1894. Hoyle, W. E. — On the luminous organs of Cephalopoda: *Rep. 63 Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 802.*

1895. Joubin, L. — Notes sur les appareils photogènes cutanès de deux Céphalopodes: *Histiopsis atlantica* et *Abralia Oweni* (Verany) Hoyle, *Mém. Soc. Z. France, Tome 8, p. 212, 11 fig.*

1896. Lönnberg, E. — Notes of some rare Cephalopode: *Ofv. Vet. Akad. Forh. Stockholm, 10 p. 4 fig.*

1896. Joubin, L.—1. Observations sur divers Céphalopodes - 1. note. *Abraliopsis Pfefferi* n. g. n. sp.: *Bull. Soc. Sc. Ouest, Rennes, Tome 5, p. 19, 10. fig.*

1896. — — 2. Note complémentaire sur une Céphalopode d'Amboine: *Loligo Picteti = Idiosepius Picteti*: *Revue Suisse Z. Tome 3, p. 459.*

1896. Jatta, G. — I Cefalopodi: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 23 Monographie: *Berlin.*

1897. Joubin, L. — 1. Observations sur divers Céphalopodes - 2. Note. *Octopus punctatus*: *Mem. Soc. Z. France, Tome 10, p. 110.*

1897. — — 2. Les Céphalopodes: *Mem. Soc. Z. France, Tome 10, p. 26.*

1898. — — 3. Sur quelques Céphalopodeo du Musée Royal de Leyde et description de trois espèces nouvelles: *Notes Leyden Mus. Vol. 20, p. 21.*

1899. Fritsch, K. von. — Zwei neue Cephalopoden aus der Freyburger Gegend: *Zeitschr. Naturw. Halle. 72 Bd. 1, 2 Heft, p. 114.*

1901. Joubin, L. — Céphalopodes provenant des campagnes de la « Princesse Alice » (1891-1897): *Rés. Camp. Sc. Monaco, Fasc. 17, 1900 135 pp. 15 Plc.*

1901-02. Lo Bianco, S. — Le pesche pelagiche abissali eseguite dal « Maia » nelle vicinanze di Capri (con una carta topografica [tav. 19]): *Mitth. Z. Stat. Neapel, 15 Bd. p. 413 Taf. 19.*

1902. Hoyle, W. E. — 1. The luminous Organs of *Pterigioteuthis margaritifera*, a Mediterranean Cephalopoda: *Mem. Manchester Lit Phil. Soc. Vol. 46, N.° 16, 14 pp. 6 fig.*

1902. — — 2. On an intrapallial luminous Organ in the Cephalopoda: *Verh. 5 Internat. Z. Congress, p. 774. (Discussion von* Chun *ibid.).*

1903. Joubin, L. — 1. Observations sur divers Céphalopodes - 7. note. *Heteroteuthis Weberi* n. sp.: *Bull. Soc. Ouest, Rennes, Tome 11, p. 401, 1 fig.*

1903. J o u b i n, L. — **2**. Sur quelques Céphalopodes recueillis pendant les dernières campagnes de S. A. S. le Prince de Monaco (1901-1903): *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 136, p. 100.*

1903. — — **3**. Céphalopodes: *R. Voyage Belgica. Z. 4 pp.*

1903. C h u n , C. — **1**. Ueber Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden: *Verh. D. Z. Ges. 13 Vers. p. 67, 14 fig.*

1903. — — **2**. Aus den Tiefen des Weltmeeres: *Jena, Fischer.*

1903-04. L o B i a n c o , S.—Le pesche abissali eseguite da F. A. Krupp col Yacht « Puritan » nelle adiacenze di Capri ed in altre località del Mediterraneo *Mitt. Z. Stat. Neapel, 16 Bd. p. 109. Taf. 7-9.*

1905. H o y l e, W. E. — The Cephalopoda: *Fauna Geogr. Maldive Laccadive Archipel. Vol. 2, Suppl. 1, p. 975, F 144-153, Plt. 95.*

1905. J o u b i n, L. — **1**. 1. Note sur les organes lumineux de deux Céphalopodes: *Bull. Soc. Z. France, Tome 30, p. 64, 2 fig.*

1905. — — **2**. Note sur les organes photogènes de l'oeil de *Leachia cyclura*: *Bull. Mus. Océanogr. Monaco, No 33, 13 p. 7 figg.*

1906. H o y l e, W. E. — On specimens of *Tracheloteuthis* and *Cirroteuthis* from deep water off the west coast of Ireland: *Rep. Fish. Ireland for 1902-1903, p. 93, Plt. 14.*

1906. F i s c h e r, H —J o u b i n , L. — Notes sur les Céphalopodes capturés au cours des expèditions du « Travailleur » et du « Talisman »: *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 1906, p. 202.*

1906. M e y e r, W e r n e r T h. — Ueber das Leuchtorgan der Sepiolini *Z. Anz. 30 Bd. p. 388, 3 fig.*

1907. R i c h a r d, J. — L'Océanographie: *Paris, Vuibert et Nony.*

1907. H o y l e, W. E. — **1**. On the Cephalopoda (of the Soudanese Red Sea): *Journ. Linn. Soc. London, Z. Vol. 31, p. 35, 7 figg.*

1907. — — **2**. Mollusca-I Cephalopoda: *National Antarct. Exped. Vol. 2, No 6, 2 pp, 1 fig.* (Larval *Histioteuthis*).

1908. M e y e r, W e r n e r Th.—Ueber das Leuchtorgan der Sepiolini. 2 Das Leuchtorgan von *Heteroteuthis: Z. Anz. 32 Bd. p. 505, 4 fig.*

1908. P f e f f e r , G. — Die Cephalopoden: *Nordisches Plankton, Lief. 9, N. 4, 116 p., 120 figg.*

1908. I s s e l, B. — Raccolte planctoniche fatte dalla R. Nave Liguria nel viaggio di circumnavigazione del 1903-05: *Firenze, Vol. 1, p. 201, Tav. 9-11.*

1909. B a u e r, V. — Einführung in die Physiologie der Cephalopoden mit besonderer Berücksichtigung der im Mittelmeer häufigen Formen: *Mitt. Z. Stat. Neapel, 19, Bd. p. 149, 3 Taf.*

1909. M a z z a r e l l i, G. — Gli animali abissali e le correnti sottomarine dello stretto di Messina: *Riv. Mens. Pesca Idrob. Anno 4 (11) p. 177.*

1910. H o y l e, W. E. — Mollusca: *A* - Cephalopoda: *Denkschr. Med. Nat. Ges. Jena, 16 Bd., p. 259, 10 fig. Taf. 5 a.*

1910. C h u n, C. — 1 Die Cephalopoden - 1 Teil Oegopsida: *Wiss. Ergeb. D. Tiefsee Exp. 18 Bd., p. 1, 32 fig. Taf.* 1-61 *u.* 2 « Texttafeln ».

1912. G i g l i o l i, E. H. — Studi talassografici : *Annali di Agricoltura, N. 268, p. 62.*

1912. V i v a n t i, A. — *Charybditeuthis maculata* n. g. n. sp. nuovo Cefalopodo abissale dello stretto di Messina : *Riv. Mens. Pesca Idrob. Anno 7 (14), p. 89.*

Spiegazione delle Tavole 3-5

Lettere comuni a tutte le figure.

ap. gn, apparato genitale.
br., branchie.
c, cuore.
cs, corpi semilunari della sorgente luminosa.
csq, cellule squamose del riflettore.
i, imbuto.
l, lente.
l^1, fibra interna della lente.
l^2, fibra esterna della lente.
lco, cellule ovali della lente.
lp, corpo piriforme della lente.
m, mantello.
mbr, muscolatura delle braccia.
mc, membrana connettivale.
mcl, muscolo collare.
ml, muscoli longitudinali.
nt, nervo tentacolare.
ov. ovario.
p, pinne.
pn, piastra nucale.
pg, pigmento.
r, rene.
rfl, riflettore.
sl, sorgente luminosa.
sp, Spugna.
1. organi fotogeni dell' imbuto.
2. id. branchiali.
3-4. id. ventrali orizzontali.
5. primo organo fotogeno ventrale verticale.
6. secondo » » id. »
7. terzo » » id »

Tavola 3.

Fig. 1. — *Charybditeuthis maculata* n. g. n. sp. vista dal dorso. $\times 2$.

Tavola 4.

Fig. 2. — Gladio ($\times 2$)
» 3. — Spaccato dell'imbuto per mostrare la linguetta (*l*) e l'organo dell'imbuto (*o. i.*) ($\times 2$),
» 4. — Estremità di un braccio tentacolare. $\times 17$.

Fig. 5. — Uncino doppio dell'ectocotile visto di lato. × 27.
» 6. — Uncino doppio dell'ectocotile visto di sopra. × 27.
» 7. — Uncino doppio dell'ectocotile visto di sotto. × 27.
» 8. — Spaccato dell' animale ♀ dal lato dorsale per vedere la posizione della spugna. × 2.
9. — Ventosa dell'organo d'adesione del braccio tentacolare. × 65.
» 10. — Pulvillo dell'organo di adesione del braccio tentacolare. × 56.
» 11. — Ventosa del braccio tentacolare vista di fronte. × 85.
» 12. — Id. vista di fianco. × 85.
» 13. — Anello corneo di una ventosa del braccio tentacolare. × 175.
» 14. — Uncino di braccia tentacolari visto di lato. × 27.
» 15. — Id. id. id. visto di fronte. × 27.
» 16. — Spaccato dell'animale ♂ dal lato ventrale per vedere la disposizione
» degli organi fotogeni.
17. — Ventose di un braccio dorsale. × 105. Ventosa della base (inguainata).
» 18. — Ventose di un braccio dorsale. × 105. Area papillare.
» 19. — id. id.: I due anelli della ventosa.
» 20. — id. id.: Ventosa dall'estremità (inguainata).
» 21. — id. id.: Ventosa dell' estremità (senza guaina).
» 22. — Radula. × 115.
» 23. — Braccio ventrale destro ectocotilizzato. × 6.
» 24. — Branca superiore del becco. × 6.
» 25. — Branca inferiore del becco. × 6.

Tavola 5.

Fig. 26. — Sezione trasversale dell'organo fotogeno situato sotto la pupilla. × 85.
» 27. — Sezione trasversale dell'organo fotogeno ventrale [7]. × 85.
» 28. — Sezione longitudinale di un braccio tentacolare con organo fotogeno. × 52.
» 29. — Sezione trasversale dell'organo fotogeno dell' imbuto × 85.
» 30. — Sezione trasversale della lente dell' organo fotogeno situato sotto la pupilla. × 85.
» 31. — Sezione trasversale dell' organo fotogeno dell'imbuto. × 85.
» 32. — Sezione trasversale dell' organo fotogeno dell'imbuto. × 85.
» 33. — Sezione trasversale dell' organo fotogeno ventrale [5]. × 85
» 34. — Sezione trasversale dell'organo fotogeno ventrale [6]. × 85.
» 35. — Sezione trasversale di un braccio tentacolare con organo fotogeno. × 52.

Ricevuto il 19 giugno 1913. Finito di stampare il 21 gennaio 1914

sta a confermare, insieme a quella dello *Pseudostichopus occultatus* (3624 metri), dell'*Ankyroderma musculus* (1005 metri), e della *Brisinga* tratta da 2145 e 2904 metri, una volta di più l'esistenza di una fauna abissale mediterranea con caratteri atlantici. Inoltre lo studio di questa collezione ha aumentato notevolmente le nostre conoscenze sulla distribuzione geografica delle singole specie.

Al Prof. Rosa che mi volle affidare lo studio di questa raccolta, che mi fu sempre largo di aiuto e mi sostenne col suo autorevole consiglio durante lo svolgimento del lavoro, esprimo qui la mia più viva gratitudine.

Dal seguente quadro risulta la distribuzione geografica e batimetrica delle Asterie, Ofiure, Crinoidi, ed Oloturie da me esaminate; voglio qui ricordare che per le Asterie ho seguito la classificazione e le notazioni del Perrier (**61**), per le Ofiure quella del Lyman Th. (**45**), per i Crinoidi quella del Carpenter (**5**) per le Oloturie quella del Theel H. (**73-74**).

Distribuzione geografica e batimetrica.

Campagna 1881.

Numero della Staz.	Numuro della Drag.	Località	Prof. in m.	Natura del fondo e temp. in centigradi	Specie raccolte.
I	1	41,° 08′, 45″ 4‴ Lat. N. 8,° 34′, 21,″ 7‴ Long. E. Gr: presso lo stretto di Bonifacio.	1005-800	Fango con conchiglie di Molluschi di Pteropodi e frammenti di Madrepore.	*Trochostoma mediterraneum.*
II	3	41°, 02′. 58″ 7‴. 41°, 05′, 01″ Lat. N. 8°, 32′, 20″, 9‴ e 8°, 32′, 23″ 1‴ E. Gr.	157	Fango.	*Stichopus regalis.*
	4	(come sopra).	420-370	Fango e banco di Madrepore.	*Astropecten pentacanthus.* *Ophioglypha albida.* *Amphiura chiajei.* *Antedon rosacea:*
III	5	41°, 10′, 27″, 4‴ Lat. N. 8°, 15′ 41″, 7‴ E. Gr. Presso l'Asinara.	168-284	Banco di Madrepore Temp. superficie 23°, 8 a 270 m. 18°,2.	*Hydrasterias richardi.* *Palmipes menbranaceus.* *Antedon phalangium.*
V	7	Presso l'Asinara.	555-235	Banco di Madrepore Temp. a 310 m, 14°, alla sup. 24°, 7.	*Astropecten pentacanthus.* *Hydrasterias richardi.*
VII	9	41°, 14′, 35″, 4″, Lat. N. 8°, 18, 05‴ 74‴ Long. E. Gr.	2145	Fango giallo, tenace e fino con gusci di Pteropodi e frammenti di Echini e di Madrepore.	*Brisinga coronata.*
X	11	41°, 23′; 38″ Lat. N; 7°, 08′, 54″ Long. E. Gr.	2901	Temp. a 300 m. 13°, 6 a 20 m. 23°, 5′.	*Brisinga coronata.*
XIII	14	39°, 15′, 37″ Lat. N. 9°, 26′, 37″, 7‴ Long. E. Gr. Presso il capo Carbonara (Sardegna).	508	Fango con guscio di Pteropodi Temp. a 300 m. 13°, alla superficie 23°, 5.	*Synapta.*

XXI	25	39°, 49′, 40″ Lat. N· 9°,49′,08″ Long E. Gr.	60	Sabbia e ciottoli.	*Echinaster sepositus.* *Ophiomyxa pentagona.* *Ophioderma longicauda.*
XXIII	26	39°, 58′, 32″ Lat. N. 9°, 48′, 08″, Long. E. Gr.	395	Fango con gusci di Pteropodi Temp. a 340 m. 14°, a 0 m. 24°.	*Amphiura.*
XXVI	33	40°, 37′, 32″ Lat. N. 14°, 09′, 52″ Long. E. Gr. Presso Caprì ed Ischia.	360,159	Fango con frammenti di Molluschi.	*Amphiura chiajei.* *Astropecten pentacanthus.* *Synapta inhaerens.* *Synapta.*
XXXI	35	39°, 20′, 28″ Lat. N. 13°, 10′, 38″ Long. E· Gr.	3624	Fango tenace giallo e azzurro con gusci di Pteropodi Temp. a 355 m 13°, 3′; a 0 m. 26°.	*Pseudostichopus occultatus.*
XXXII	36	38°, 05′ Lat. N. 11°, 59′, 40″ Long. E. Gr.	300	Fango giallo misto a sabbia con gusci di Molluschi.	*Amphiura chiajei.* *Pseudostichopus occultatus.*
XXXIII	38	37°, 52′, 55″ L. N. 11°, 56′, 40″ Long. E. Gr.	823,760	Fango.	*Ankyroderma musculus.*

Campagna 1882.

N. 2	I	37°, 55′, Lat. N. 10°, 52′, Long. E. Gr.	718 m.	Fango grigio.	*Ophiomyxa pentagona.*
N. 3	II	38°, 38′ Lat. N.; 10°, 46′ Long. E. Gr.	120 m.	Fango.	*Ophiotrix echinata.*

Elenco dei generi e delle specie raccolte

Asteroidea

Come ho già notato nell'introduzione, per lo studio delle Asterie ho seguito la classificazione e le notazioni del Perrier (**59**) ho adoperato cioè per le dimensioni delle Asterie le lettere **R** ed **r**.

R indica dunque in mm. la lunghezza di un raggio dal centro del disco fino all'apice di un braccio, **r** indica in mm. la lunghezza di un raggio dal centro del disco agli angoli rientranti delle braccia (raggio interbrachiale). Siccome molto spesso non tutti gli apici delle braccia distano ugualmente dal centro, nei casi in cui questo fatto si è verificato ho dato ad **R** il valore medio dedotto dalla misurazione di tutti i bracci. Lo stesso ho fatto per **r** ma in questo secondo caso ho trovato più rare differenze e queste minime. La numerazione dei vari esemplari della stessa specie per il valore di **R** e di **r** è in ordine di grandezza; ho assegnato cioè il nº 1 al più piccolo esemplare.

Palmipes membranaceus Linck

1897. *Palmipes membranaceus* Ludwig H. (**39**).

« Washington » — Campagna 1881.

Porto Camicie (Maddalena) Prof. m. 35.—Un esemplare.

Staz. III Drag. 5 Lat. N. 41.°, 10′, 27″, 4‴, Long. 8.°, 15′, 14″, 7‴. E. Gr. Prof. 168-274 metri. Banco di Madrepore.—Tre esemplari.

Per l'esemplare della dragata Porto Camicie vale la formula **R** = 34 mm; **r** = 24 mm., mentre gli esemplari della dragata 5 mi hanno dato i valori seguenti:

N.º 1; **R** = 32 mm; **r** = 21,50 mm.
N.º 2; **R** = 34 mm; **r** = 34 mm.
N.º 3; **R** = 40 mm; **r** = 20 mm.

In questi tre esemplari ed in quello di Porto Camicie la differenza fra **R** ed **r** si avvicina molto ad una costante.

XXI	25	39°, 49′, 40″ Lat. N. 9°,49′,08″ Long E. Gr.	60	Sabbia e ciottoli.	*Echinaster sepositus.* *Ophiomyxa pentagona.* *Ophioderma longicauda.*
XXIII	26	39°, 58′, 32″ Lat. N. 9°, 48′, 08″, Long. E. Gr.	395	Fango con gusci di Pteropodi Temp. a 340 m. 14°, a 0 m. 24°.	*Amphiura.*
XXVI	33	40°, 37′, 32″ Lat. N. 14°, 09′, 52″ Long. E. Gr. Presso Caprì ed Ischia.	360,159	Fango con frammenti di Molluschi.	*Amphiura chiajei.* *Astropecten pentacanthus.* *Synapta inhaerens.* *Synapta.*
XXXI	35	39°, 20′, 28″ Lat. N. 13°, 10′, 38″ Long. E. Gr.	3624	Fango tenace giallo e azzurro con gusci di Pteropodi Temp. a 355 m 13°, 3′; a 0 m. 26°.	*Pseudostichopus occultatus.*
XXXII	36	38°, 05′ Lat. N. 11°, 59′, 40″ Long. E. Gr.	300	Fango giallo misto a sabbia con gusci di Molluschi.	*Amphiura chiajei.* *Pseudostichopus occultatus.*
XXXIII	38	37°, 52′, 55″ L. N. 11°, 56′, 40″ Long. E. Gr.	823,760	Fango.	*Ankyroderma musculus.*

Campagna 1882.

N. 2	I	37°, 55′, Lat. N. 10°, 52′, Long. E. Gr.	718 m.	Fango grigio.	*Ophiomyxa pentagona.*
N. 3	II	38°, 38′ Lat. N.; 10°, 46′ Long. E. Gr.	120 m.	Fango.	*Ophiotrix echinata.*

Elenco dei generi e delle specie raccolte

Asteroidea

Come ho già notato nell'introduzione, per lo studio delle Asterie ho seguito la classificazione e le notazioni del PERRIER (**59**) ho adoperato cioè per le dimensioni delle Asterie le lettere **R** ed **r**.

R indica dunque in mm. la lunghezza di un raggio dal centro del disco fino all'apice di un braccio, **r** indica in mm. la lunghezza di un raggio dal centro del disco agli angoli rientranti delle braccia (raggio interbrachiale). Siccome molto spesso non tutti gli apici delle braccia distano ugualmente dal centro, nei casi in cui questo fatto si è verificato ho dato ad **R** il valore medio dedotto dalla misurazione di tutti i bracci. Lo stesso ho fatto per **r** ma in questo secondo caso ho trovato più rare differenze e queste minime. La numerazione dei vari esemplari della stessa specie per il valore di **R** e di **r** è in ordine di grandezza; ho assegnato cioè il nº 1 al più piccolo esemplare.

Palmipes membranaceus LINCK

1897. *Palmipes membranaceus* LUDWIG H. (**39**).

« Washington » — Campagna 1881.

Porto Camicie (Maddalena) Prof. m. 35.—Un esemplare.

Staz. III Drag. 5 Lat. N. 41.°, 10′, 27″, 4‴, Long. 8.°, 15′, 14″, 7‴. E. Gr. Prof. 168-274 metri. Banco di Madrepore.—Tre esemplari.

Per l'esemplare della dragata Porto Camicie vale la formula **R** = 34 mm; **r** = 24 mm., mentre gli esemplari della dragata 5 mi hanno dato i valori seguenti:

N.° 1; **R** = 32 mm; **r** = 21,50 mm.
N.° 2; **R** = 34 mm; **r** = 34 mm.
N.° 3; **R** = 40 mm; **r** = 20 mm.

In questi tre esemplari ed in quello di Porto Camicie la differenza fra **R** ed **r** si avvicina molto ad una costante.

Astropecten spinulosus (Philippi)

1897. *Astropecten spinulosus* Ludwig H. (**39**).

« Washington » — Campagna 1881.
Porto Camicie (Maddalena) Pesca di prova prof. m. 35. Un esemplare.

Per questo esemplare vale la formula.
R = 25 mm. r = 5. mm.

Astropecten pentacanthus (Delle Chiaie)

1897. *Astropecten pentacanthus* Ludwig H. (**39**).

« Washington » — Campagna 1881.
Staz II. Drag. 4, Lat. N. tra 41°, 02′, 58″, 7‴, e 41/, 05″, 01‴. Long. tra 8°, 32′, 20″, 9‴, e 8°, 22′, 23″, 1‴. E. Gr. Fondo madrepo porico.—Un esemplare.
Staz. V. Drag. 7. Presso l'Asinara. Prof. 555-235 m. Banco di madrepore. Temp. a 310 m., 14°.—Un esemplare.
Staz. XXIX. Drag. 33, Presso Capri, Prof. 360 , 159 m. Fango con frammenti di molluschi.—Sette esemplari.

Per l'esemplare della dragata 7 vale la formula:
R = 24 mm; **r** = 6 mm.

Per gli esemplari della dragata 33:
N.° 1; **R** = 12 mm; **r** = 4.33 mm.
N.° 2; **R** = 19 mm; **r** = 4.50 mm.
N.° 3; **R** = 21 mm; **r** = 5 mm.
N.° 4; **R** = 23 mm; **r** = 6 mm.
N.° 5; **R** = 24 mm; **r** = 6 mm.
N.° 6; **R** = 30 mm; **r** = 8 mm.
N° 7; **R** = 35 mm: **r** = 8 mm.

L'esemplare della dragata 4 ha le placche marginali dorsali in n° di 12 (Fig. 11). I pedicelli ambulacrali (**10**) sono in due serie. Le papille ambulacrali sono tre per placca; delle quali l'intermedia è più lunga delle altre. Le papille adambulacrali in genere sono due per placca, ma in alcune placche sono tre. Le adambulacrali non sono più corte e più ottuse delle ambulacrali. Quando le papille sono tre per placca non hanno il carattere delle

ambulacrali, cioè la papilla mediana non è più lunga delle altre due, ma tutte sono approssimativamente delle stesse dimensioni.

Hydrasterias richardi Perr.

1894. *Hydrasterias richardi* Perrier E. (**61**).

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. V. Drag. 7. Presso l'Asinara. Prof. 555 - 335. Temp. a 310 m. 14° Banco di madrepore.—Un esemplare.

Staz. III Drag. 5. Lat. N. 41°, 10′, 27″, 4‴, Long. 8°, 15′, 41″, 7‴, E. Gr. Prof. 169, 284 m. Temp. a 270 m. 18°, 2. Banco di madrepore.—Due esemplari.

Dalla misura dell'esemplare della drag. 7 si ha:

R = 8, 8 mm; r = 2, 2 mm.

Si nota una grande disuguaglianza nella lunghezza dei bracci; uno di essi è molto più sviluppato di tutti gli altri in modo che l'*H. richardi* assume un aspetto simile a quello di una cometa. (Fig. 1). Le braccia sono attaccate per una piccola infossatura e sono molto facilmente separabili dal disco.

Gli esemplari della dragata 5 mi hanno dato i valori:

N.° 1; R = 8 mm; r = 2 mm.
N.° 2; R = 12 mm; r = 3 mm.

Il « Travailleur » nel 1881 raccolse alcuni esemplari di *H. richardi* molto vicino al punto ove li pescò il « Washington », ma a maggiore profondità. Nei due esemplari della dragata 7 da me esaminati, è notevole la differenza di sviluppo delle braccia di ciascun individuo e l'inserzione dei bracci sul disco. L'inserzione è segnata da una piccola depressione che fa si che i bracci siano molto debolmente attaccati al disco. In uno di questi esemplari si ha un esempio di rigenerazione: esso ha sei braccia, come pure l'altro della medesima dragata, una di esse è più sviluppata di tutte le altre (fenomeno costante in tutti e tre gli esemplari), due braccia sono di lunghezza intermedia e le altre tre più corte delle precedenti ed uguali tra loro in lunghezza, che sono appunto le tre braccia rigenerate.

Brisinga coronata Sars.

1905. *Brisinga coronata* Nordgaard (**52**).

« Washington », — Campagna 1881.

Staz VII. Drag. 9 Lat. N. 41°, 14', 38'', 4'''. Long. 8°, 18', 05'', 74''', E. Gr: Prof. 2145 m. Fango giallo, tenace e fino.—Un esemplare.

Staz. X. Drag. 11, Lat. 41°, 23', 38'' N. Long. 7°, 08' 54'', E. Gr. Fango. Prof. 2904 m.—Il solo disco di un esemplare.

Per la *B. coronata* della drag. 9 ho trovato i valori.

R = 60 (?) mm; r = 3 mm.

Non posso garantire l'esattezza del valore di **R** perchè le 9 braccia dell'esemplare sono spezzate e la ricostruzione di esse coi frammenti conservati è assai difficoltosa e poco sicura. Il disco, invece è assai ben conservato. Secondo il Perrier le *B. coronata* del « Talisman » portano su ogni dente sei coppie di papille dentali. Nella *B. coronata* descritta dal Sars esistono invece 5 sole coppie di papille dentali. Nella *B. coronata* del « Washington » si ha qualche lieve differenza, quella della drag. 9 ha 4 sole coppie di papille dentali (Fig. 2) e per di più in alcuni denti le papille che sporgono verso il centro del disco normalmente in numero di 4 sono ridotte a 3, (Fig. 3) quella della drag. 11 ha cinque coppie di papille dentali (Fig. 4) ha in più dell' esemplare della drag. 9 una coppia di papille dentali inserita presso il centro del disco (Fig. 12).

In questo stesso esemplare il primo paio di placche adambuacrali presenta anch'esso un'altra piccola differenza. Ciascuna delle due placche porta tre spine, una articolata inserita centralmente sulla placca adambulacrale e perpendicolarmente ad essa placca, le altre due laterali che sporgono verso la doccia ambulacrale.

La *B. coronata* è forma tipicamente abissale. Il « Washington » la trasse da 2904 m. di profondità, profondità maggiore di tutte quelle nelle quali il « Travailleur », il « Talisman » il « Porcupine » pescarono la stessa specie. Le osservazioni che ho esposto sulle papille dentali ed ambulacrali dei due dischi di *B. coronata* pescati dal « Washington » confrontate anche con le descrizioni dei dischi delle *B. coronata* descritta dal Sars,

mostrano che molto frequenti devono essere le variazioni individuali che meglio potrebbero essere esaminate avendo un maggior numero di esemplari da potere osservare. Ma è pure molto probabile che tali variazioni nel numero e nella disposizione di queste papille siano dovute alla differente età di ciascun individuo, corrispondenti cioè in certo modo al diverso grado di saldatura dei due denti che, distinti nei giovani, si trovano fusi in un solo dente nell'adulto.

Il Perrier attribuisce alcuni dischi di *Brisinga* pescati dal « Talisman » nel 1881 nel Mediterraneo a poca distanza ed in fondo simile a quello del « Washington » ad una specie nuova provvisoria che egli denomina *B. mediterranea.* Lo stesso autore osserva che: « la *B. mediterranea* est très voisine de la *B. coronata.* Les disques recueillis malhereusement en petit nombre semblent indiquer un très faible dévloppement du squelette qui ne porte que de rares épines, et un nombre de bras constamment égal a 9, tandis que chez la *B. coronata* ce nombre est variable, mais il peut être démontré que le nombre des bras varie également chez la *B. méditerranea.* La plus ou moins grande élongation des plaques adambulacraires n'est aussi qu'un caractere rèlatif.

La faible taille et la gracilité des individus recuèillis ne sont pas non plus des caractéres de bien grande valeur. Il se pourrait donc que la découverte d'un plus grand nombre d'exemplaires que ceux recueillis, amenât la réunion de cette espèce provvisoire avec la *B. coronata* ».

I due dischi di *Brisinga* del « Washington » per alcuni caratteri si riaccostano assai alla *B. mediterranea;* essi infatti presentano 9 braccia, una certa gracilità dello scheletro, e dimensioni piuttosto ridotte. Ma per il piccolo intrinseco valore di questi caratteri questi dischi sono, secondo me, da riportarsi indubbiamente alla *B. coronata*, specie ben fissa e definita. Ulteriori e prolungate osservazioni, come già dice il Perrier, decideranno se la *B. mediterranea* sia da ritenersi « *bona species* », ma io voglio intanto notare che il carattere primo e principale della *B. mediterranea* è quello di aver costanti 9 braccia· ora nella *B. coronata* il numero delle braccia è variabile e si possono spesso incontrare esemplari con 9 braccia. Tale osservazione mentre infirma assai il valore del carattere fondamentale della *Brisinga mediterranea* non m' impedisce di riferire alla *B. coronata* i miei esemplari, tanto più che questi non mostrano nè una soverchia gracilità, nè i pezzi ambu-

lacrali ed adambulacrali molto allungati, e le piccole dimensioni d'altra parte possono essere, come ho già detto, esponente della età giovanile.

Echinaster sepositus Retz.

1900. *Echinaster sepositus* Ludwig H. (**35**).

« Washington » — Campagna 1881.
Staz. XXI drag. 25, Lat. N. 39°, 49′, 40″, Long. 9°, 49′, 08″ E. Gr.— Prof. 60 m. Sabbia e ciottoli.—Un esemplare.

Per questo esemplare vale la formula.
R = 27 mm; **r** = 7 mm.

Le località ove vive l'*E. sepositus* sono degne di nota. Questa specie era prima creduta propria del Mediterraneo, poi per opera della spedizione del « Talisman » e del « Travailleur » fu trovata nell'Atlantico, sulle coste della Bretagna e a Roscoff ove vive ad una trentina di metri di profondità con la *Cribrella oculata* e col *Palmipes membranaceus*. Questa è la regione più settentrionale ove l'*E. sepositus* sia stato trovato. Le isole del Capo Verde sono invece la località più meridionale. L'*E. sepositus* è dunque distribuito dalle coste della Bretagna fino in vicinanza dell'Equatore. Il « Washington » lo pescò in 60 m. di profondità.

Nota sui rapporti fra **R** ed **r** nelle asterie.

Nell'esaminare le numerose forme di asterie pescate dal « Washington » e nel confrontarle con quelle esistenti nel R. Museo di Storia Naturale di Firenze, ho notato una diversità di sviluppo delle braccia rispetto al disco dipendente dalle varie età degli individui in osservazione. Ho limitato le mie ricerche al genere *Astropecten* del quale avevo a disposizione un numero maggiore di forme e meglio conservate.

Per conoscere in qual modo il disco degli *Astropecten* cresca rispetto alle braccia nelle varie età delle Asterie, ho eseguito varie misurazioni indicando con **R** il raggio che va dal centro del disco all'estremità delle braccia e con **r** il raggio che va dal centro del disco all'angolo rientrante delle braccia (angolo rientrante inter-

brachiale). I 116 esemplari che avevo a mia disposizione appartenevano:

30 agli *A. bispinosus.*
21 » *A. spinulosus.*
18 » *A. pentacanthus.*
21 » *A. squamatus.*
8 » *A. aurantiacus.*
18 » *A. platyacanthus.*

Non ho potuto compiere uno studio accurato come mi propongo di fare in seguito quando mi sarò procacciato del materiale molto più abbondante; purtuttavia ho notato un accrescimento del disco rispetto alle braccia simile in tutte le specie di *Astropecten* osservate. Le variazioni individuali per quanto grandi e tendenti a far deviare dall'andamento normale la linea di accrescimento che vengo a stabilire, non sono però tali da far risentire il loro effetto sulla portata generale del fenomeno stabilito dalle mie misurazioni; queste mi hanno permesso di riscontrare che l'accrescimento procede con questa norma: nell'individuo giovane il disco cresce più delle braccia ma raggiunta una certa grandezza è invece l'accrescimento delle braccia che prende la prevalenza e compensa il maggiore accrescimento del disco avvenuto quando l'individuo era giovane.

Tentai lacostruzione di vari diagrammi che dessero l'espressione grafica del fatto ma per la piccola quantità di individui d'ogni specie osservati e per altre cause, tali curve non raggiungevano l'effetto desiderato. Preferisco quindi dar qui il resultato delle misure avvertendo che *R* esprime in mm. la distanza dal centro del disco all'apice delle braccia e ρ esprime in millesimi di millimetro il valore delle braccia in rapporto alla grandezza totale dell'esemplare. Così ho trovato:

Per l'*A. bispinosus* $R = 25$ mm; $\rho = 680$.
» l'*A. spinolosus* $R = 23$ mm; $\rho = 723$.
» l'*A. pentacanthus* $R = 23$ mm; $\rho = 700$.
» l'*A. squamatus* $R = 24$ mm; $\rho = 585$.
» l'*A. aurantiacus* $R = 33$ mm; $\rho = 714$.
» l'*A. platyacanthus* $R = 30$ mm; $\rho = 729$.

mentre le braccia crescono più del disco appena che **R** ha raggiunto i valori.

Per l'*A. bispinosus* R = 30 mm; ρ = 680.
» l'*A. spinulosus* R = 33 mm; ρ = 720.
» l'*A. pentacanthus* R = 25 mm; ρ = 700.
» l'*A. squamatus* R = 30 mm; ρ = 633.
» l'*A. aurantiacus* R = 35 mm; ρ = 714.
» l'*A. platyacanthus* R = 33 mm; ρ = 730.

Per i valori di **R** intermedi a quelli delle due serie esposte le braccia mantengono un valore pressochè costante.

Da queste osservazioni preliminari risulta anche che il rapporto fisso dato per le singole specie da vari autori fra il raggio del disco **r** e la grandezza totale **R** non è esatto a meno che non sia il resultato medio di numerosissime osservazioni su individui completamente adulti.

Distribuzione sistematica delle Asterie raccolte dal « Washington » nel 1881-82

Asteroidea

Fam. 1.ª **Asterinidae**

Palmipes membranaceus Linck

Fam. 2.ª **Astropectinidae**

Astropecten spinulosus Philippi

Astropecten pentacanthus Delle Chiaie

Fam. 3.ª **Asteriidae**

Hydrasterias richardi E. Perrier

Fam. 4.ª **Brisingidae**

Brisinga coronata O. Sars.

Fam. 5.ª **Echinasteridae**

Echinaster sepositus Retzius

Ophiuroidea

Ho esteso le notazioni del PERRIER per le Asterie anche alle Ofiure determinandone le dimensioni con i valori di **R** ed **r**.

Ophiomyxa pentagona (LMK.)

1903. *Ophiomyxa pentagona* KOEHLER R. (**23**).

« Washington » — Campagna 1881.

Porto Camicie (Maddalena) Profondità m. 35. Fondo di fango.—Un esemplare.

Staz. XXI, Drag. 25 Lat. 39°, 49', 40" N Long. 9°, 49' 08" E. Gr. Profondità 60 m. Sabbia e ciottoli,—Quattro esemplari.

« Washington », Campagna 1882, 11 agosto n. 2. 20 miglia W. Lampione.—Tre esemplari.

Per l'*O. pentagona* della dragata Porto Camicie ho trovato i valori:

R = 76 mm; **r** = 14 $1/2$ mm.

Il valore di **R** è approssimativo perchè l' esemplare ha le braccia danneggiate. I quattro esemplari della dragata 25 sono mal conservati ed hanno tutti i bracci rotti.

N. 1; **r** = 8 $1/2$ mm.
N. 2; **r** = 13 mm.
N. 3; **r** = 18 mm.
N. 4; **r** = 20 mm.

I tre esemplari della campagna 1882 n. 2 sono molto mal conservati; d'uno di essi non si possono neppure misurare i valori di **R** e di **r**, per il

N. 2; **R** = 12 $1/2$ mm.
N. 3; **R** = 89 mm. **r** = 13 $1/2$ mm.

Negli esemplari di *O. pentagona* pescati dal « Washington » si osserva una diversità fra quelli di una dragata e quelli delle altre. Gli esemplari di Porto Camicie hanno un colore uniforme, mentre quelli delle altre dragate sono screziati di bianco sul lato dorsale e ventrale del disco, e sul lato dorsale delle braccia.

Guardando attentamente i due esemplari meglio conservati della dragata 20 miglia W. Lampione, possiamo osservare delle piccole differenze nella disposizione delle macchie bianche. In ciascuno dei due esiste, alternata da tre articoli delle braccia, una striscia bianca dorsale del disco mentre ventralmente si osserva che in uno le macchie bianche sono più piccole e più numerose (per ogni interraggio 8 o 9), nell'altro più grandi ed in minor numero.

Ophiotrix echinata (Delle Chiaje)

1882. *Ophiotrix echinata* Lyman Th. (**44**).

« Washington » — Campagna 1881.

Porto Camicie (Maddalena) Pesca di prova.—Sei esemplari.

« Washington », Campagna 1882

12 agosto n. 3 Lat. 35° 57′ N. Long. 12°, 61′, E. Gr. Prof. 120 m.— Tre esemplari.

I valori degli esemplari di Porto Camicie che hanno tutti i bracci rotti sono i seguenti:

N. 1; **r** = 5 mm.
N. 2; **r** = 7 mm.
N. 3; **r** = 8 mm.
N. 4; **r** — 8 mm.
N. 5: **r** = 12
N. 6; **r** = 12 $^1/_2$ mm.

Per gli esemplari della campagna 1882 valgono le formule:

N. 1; **r** = 2 mm. **R** = 16 mm.
N. 2; **r** = 3 $^1/_2$ mm.
N. 3; **r** = 5 mm.

Amphiura chiajei Forbes

1907. *Amphiura chiajei* Koehler R. (**20**).

« Washington » — Campagna 1881.

Pesca di prova Maddalena Piccola profondità.—Un esemplare.

Staz. II. Drag. 4 Tra il 41°, 02′, 58″, 7‴ e 41° 05′, 01′, lat. N. e tra le Long. 8°. 32′ 20′. 9‴ e 8°, 32′, 23″, 1‴. E. Gr. Prof. 420 e 370 m. fondo di madrepore.—Un esemplare.

Staz. XXIX. Drag. 33. Lat. 40°, 37′, 32″, N. Long. 14° 09′, 52″ F. Gr. Prof. 360, 159 m. Fondo di fango.—Due esemplari.

Staz. XXXII. Drag. 36. Lat. 38°, 05', N. Long. 11°, 59', 40" E. Gr. Fango giallo e sabbia. Prof. 400 m.—Due esemplari.

L'esemplare della Maddalena ha il seguente valore di

r = 5 1/2 mm.

L'esemplare della drag. 4;

R = 35 mm. **r** = 3 1/2 mm.

Gli esemplari della drag. 33;

N. 1, **r** = 3 1/2 mm.
N. 2: **r** = 4 1/2 mm.

Gli esemplari della drag. 36.

N. 1; **r** = 2 mm.
N. 2; **r** = 3 mm.

Amphiura ?

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. XXII. Drag. 26 Lat. 39°, 58', 32" N.; Long. 9°, 48', 08", E. Gr. Profondità 395 m. Fango.—Un esemplare non determinabile per cattiva conservazione.

Ophioglypha albida (Forbes)

1903. *Ophioglypha albida* Koehler R. (**23**)

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. II. Drag. 4. Tra il 41°, 02', 58", 7''' e 41°, 05', 07", Lat. N. e tra le longitudini 8°, 32', 20", 9''', e 8°, 32', 23", 1''' E. Gr. Prof. 370-470 m. Fondo madreporico.—Un esemplare.

I bracci mancano di qualche articolo; **r** = 3 mm.

Do qui qualche notizia un po' più particolareggiata di questa specie.

Il disco rigonfio piuttosto rotondo ma un po' deformato perchè contratto, è ricoperto, dal lato dorsale, da numerose placche disposte in serie ordinate. La placca centro-dorsale è rotonda, assai sviluppata, è la più grande di tutte le altre del dorso e si trova nel centro di esso in un piano superiore a tutte le rimanenti. Intorno ad essa stanno le placche radiali primarie poco più piccole della centro-dorsale (Fig. 5) ciascuna delle quali corrisponde ad un braccio. Vi sono poi 5 placche radiali secondarie che han forma di ventaglio e sono più piccole delle primarie e 10 placche

brachiali (due per braccio) poco più piccole della centro-dorsale. Fra le due placche brachiali all'inserzione di ciascun braccio, esistono tre piccole placche; la centrale ovale con il suo asse maggiore perpendicolare al raggio del braccio, le laterali oblunghe. In ogni zona interbrachiale si scorge fra le radiali primarie una piccola placca che sta sopra a due più grandi interradiali secondarie, ed in ogni zona interradiale, una placca interradiale di terzo grado ed un'altra di quarto grado. Le placche marginali interbrachiali sono per ogni interraggio in numero di 5. La mediana ha forma quasi quadrangolare, le prime due laterali sono un po' più grandi della mediana, le laterali alle due precedenti sono piccole e portano una corona di piccole papille rivolte verso i bracci, in un piano superiore a quello delle braccia, come a difesa della loro inserzione.

Non ho potuto ben contare queste papille perchè l'esemplare è mal conservato, ma ho potuto stabilire che il loro numero varia da 7 a 12. Tutte queste placche del dorso sono disposte come gli embrici in modo che la placca centro-dorsale sta in un piano superiore a tutte, mentre le placche più prossime all'inserzione del braccio sono in un piano inferiore a tutte le altre. Tutte le placche sono leggermente granulose senza spine. A prima vista la centro-dorsale e le cinque radiali primarie presentano l'aspetto di una rosa.

Le placche del dorso sono 96 così ripartite:

Centrodorsale	1
Radiali primarie	5
Radiali secondarie	5
Brachiali	10
Interradiali primarie	5
Interradiali secondarie	10
Interradiali terziarie	5
Interradiali quaternarie	15
Placche fra le brachiali	15
Placche marginali interbrachiali	25

I bracci dal lato dorsale sono costituiti da tre placche per ogni articolo; una placca centrale triangolare che sta in mezzo a due dorso-laterali e che diviene sempre più piccola negli articoli più prossimi all'apice delle braccia.

Per quanto ho potuto vedere essendo tutte le braccia mancanti di qualche articolo questa piccola placchetta si mantiene fino negli articoli i più lontani dal disco. Le placche laterali portano

verso l'apice delle braccia due o tre spine per ciascuna cioè 4 o 6 per ogni articolo. Le spine sono sottili, acuminate, mobili. Le due placche laterali sono nettamente divise fra loro da un solco che prende origine dall'angolo più acuto della placca triangolare e separa tra loro per tutta la lunghezza le placche brachiali dorso-laterali. Le spine delle placche laterali sono inserite, una dalla parte dorsale, l'altra mediana, la terza ventrale.

I bracci dal lato ventrale sono simmetrici al lato dorsale (Fig. 13) di più ogni articolo ha per la fuoruscita dei pedicelli ambulacrali una coppia di aperture protette da 3 o 4 squamette ottuse. Se esaminiamo un interraggio partendo dall'esterno verso l'interno lo troviamo costituito da 5 placche marginali ventrali interbrachiali a forma di ventaglio, una mediana e due laterali che confinano con altre due laterali. La mediana è posta in un piano superiore alle laterali e sopra di essa sta la placca orale, grande, finamente granulosa a forma di lira, ai cui lati, presso l'inserzione nelle braccia, si trovano due ampie fessure genitali e respiratorie protette per tutta la lunghezza delle aperture da una serie di papille laminari ed ottuse alla sommità.

Il numero di queste papille è vario nelle diverse aperture. Le papille si estendono dai bordi della fessura verso il centro a proteggerne la cavità. La zona boccale procedendo sempre dall'esterno all'interno è costituita da due placche ambulacrali e da due adambulacrali sopra le quali si trova il *torus* ovale (Tav. 6, Fig. 6). Sopra questo, normalmente al suo diametro maggiore, è inserito un dente senza papille dentali. Sulle placche adambulacrali sono inserite 6 papille (tre per placca) delle quali la più periferica è grossa, la media più allungata, la più interna molto appuntita. Le aperture dei pedicelli ambulacrali mancano nel disco. Si trovano solo al principio di inserzione nei bracci e sono due per ogni articolo; una dalla parte destra, una dalla parte sinistra del braccio stesso.

Nella *O. albida* del « Washington » le placche dorsali del disco sono connesse strettamente le une con le altre (Fig. 5) mentre le placche dorsali della *O. albida* del R. Museo di Storia Naturale di Firenze (Golfo di Kiel, Spezia) ad eccezione della rosetta centrale costituita dalla placca centro-dorsale con le 5 radiali, sono inframezzate da una serie di piccole placche. Le due placche brachiali per ogni raggio, strettamente connesse tra loro nella *O. albida* del « Washington », sono negli altri esemplari più grandi e separate da piccole placche. Questa differenza

nelle placche dorsali è da attribuirsi all'età giovanile dell'esemplare in osservazione.

Lo stesso fatto cioè che nella *O. albida* del « Washington » le placche sono in numero minore che negli altri esemplari, si riscontra anche nel lato ventrale intorno alla placca orale. Infatti mentre nel mio esemplare le placche che circondano l'orale non sono che 7, negli altri sono in numero molto superiore. Questa differenza è solo data dalla presenza nella *O. albida* del Museo di un'altra fila di placche analoghe per disposizione a quelle già esistenti, e da altre placche inframezzantisi, le quali mancano tutte nel mio esemplare Se si esaminano le aperture dei pedicelli ambulacrali vediamo altre differenze. Il primo paio più interno di aperture dei pedicelli ambulacrali di ciascun interradio è protetto nell'esemplare del « Washington » da non più di 5 squamette mentre negli altri esemplari le squamette protettrici arrivano per ciascun poro al numero di 9.

Nel secondo paio le 5 squamette protettrici nella *O. albida* del « Washington » si riducono a due o tre e le 9 degli altri esemplari a 6.

Mentre il diametro del disco della forma pescata dal « Washington » è di mm. 3, gli altri esemplari sono tutti molto più grandi. La disposizione delle placche dorsali della *O. albida* è molto simile a quella della *O. undata* Lym; per la grandezza e forma della placca orale somiglia l'*O. convexa* Lym.

Ophioderma longicauda Mull et Tr.

1903. *Ophioderma longicauda* Koehler R. (**23**).

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. XXI. Drag. 25, Lat. 30°, 49', 40" N. Long. 9°, 49', 08" E. Gr. Profondità 60 m. Sabbia e ciottoli.—Un esemplare.

Il valore di **r** è di 3 ½ mm.

Distribuzione sistematica delle ofiure raccolte dal « Washington » nel 1881-82.

Ophiuroidea

Fam. **Ophiuridae**

Ophiomyxa pentagona (Lmk)
Ophiotrix echinata (Delle Chiaie)
Amphiura chiajei (Forbes)
Ophioglypha albida (Forbes)
Ophioderma longicauda Mull. et Tr.

Crinoidea

Antedon rosacea Linck

1905. *Antedon rosacea* Minckert.

« Washington » — Campagna 1881.

Porto Camicie, (Maddalena) pesca di prova. Prof. 35 m.—Tre grandi esemplari.

Staz. II. Drag. 4. Tra 41°, 02', 58", 7''' e 41°, 05', 01" Lat. N. e tra le Long. 8°, 32', 20" 9''' e 8°, 32', 23". 1''' E. Gr. Prof. 420, 370 m. Fondo di madrepore.—Sette esemplari.

Gli esemplari di Porto Camicie hanno tutte le braccia rotte al terzo articolo a partire dalla biforcazione delle braccia, cioè al primo sizigio; si può giungere alla determinazione specifica per la presenza del tubercolo piano convesso (**6**) unico carattere che rimanga ben visibile.

Antedon phalangium (G. Muller)

1905. *Antedon phalangium* Döderlein (**11**).

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. III. Drag. 5. Lat. 41°, 10', 27", 4''' N. Long. 8°, 15', 4". 7''' E. Gr. Prof. 168, 284 metri. Banco di madrepore. — Numerosissimi esemplari.

In moltissimi degli *A. phalangium* esaminati ho potuto riscontrare che le prime due placche sizigiali hanno una disposizione costante, infatti i sizigi si trovano sempre alla terza ed ottava placca (**50**). Dalla placca brachiale in poi le sizigiali variano da braccio a braccio e da individuo ad individuo, ed i raggi sono alternati da una, due, tre, quattro, cinque placche intersizigiali in modo assolutamente irregolare. Ho potuto però osservare, e in tutti i bracci di un individuo, una o più serie di placche brachiali costituite da due placche sizigiali alternate da una sola placca intersizigiale. Questa è una disposizione che, salvo rare eccezioni, si trova costante negli esemplari normali di *A. phalangium* e l'ho trovata anche, ma molto raramente, in esemplari di *A. rosacea* che hanno una disposizione di placche diversa dalla regolare. Ma negli *A. rosacea* esiste anche una certa variabilità del sizigio all'ottavo segmento, mentre negli esemplari da me osservati di *A. phalangium* ho trovato il secondo sizigio all'ottavo segmento. Negli *A. rosacea* ho trovato anche dei sizigi alternati da sei o sette placche intersizigiali.

L'ultimo articolo dei cirri degli *A phalangium* è leggermente ricurvo e presenta un uncino alla base.

Ho riscontrato molto variabile il numero degli articoli dei cirri sia nell'*A. phalangium*, sia nell'*A. rosacea*.

Per l'*A. phalangium* ho trovato:

Numero degli articoli dei cirri da 37 a 50.

Media di numerosissime osservazioni: articoli numero 44.

Per l'*A rosacea* ho trovato:

Numero degli articoli dei cirri da 17 a 30.

Media di numerose osservazioni: Articoli n.º 23.

Mentre gli articoli dei cirri dell'*A. phalangium* sono quasi prettamente cilindrici perchè all'attaccatura fra cirro e cirro esiste un rigonfiamento poco sensibile, gli articoli dei cirri dell'*A. rosacea* formano invece alle attaccature fra loro un rigonfiamento anulare assai sviluppato e sono proporzionatamente più brevi degli articoli dell'*A. phalangium*.

Le buone condizioni degli *A. rosacea* della dragata 4 mi hanno permesso di notare le disposizioni regolare ed irregolare dei sizigî e riporto nell'unita tabella i risultati delle mie osservazioni di fianco ai resultati di analoghe osservazioni compiute sull'*A. phalangium* per facilitare i confronti.

Il n° 3 indica che il primo sizigio è al terzo articolo brachiale; 8 che il secondo sizigio è all' ottavo articolo brachiale e così via.

A. rosacca.

Disposizione regolare	Disposizioni irregolari								
3	3,	3,	3,	3,	3,	3,	3,	3,	3,
8	6,	8,	8,	8,	8,	8,	10,	11,	8,
12	9,	14,	12,	13,	11,	16,	14,	14,	9,
15	12,	17,	19,	16,	43,			17,	13,
18	15,	20,						20,	
	18,								

A. phalangium.

Disposizione regolare	Disposizioni irregolari				
3	3,	3,	3,	3,	3
8	8,	8,	8,	8,	3
12	12,	11,	14,	13,	12
14	15,	15,	18,	15,	17

Distribuzione sistematica dei crinoidi raccolti dal « Washington » nel 1881.

Crinoidea

Fam. **Comatulidae**

Antedon phalangium (G. Muller)
Antedon rosacca Linck.

Holothurioidea

Stichopus regalis Cuvier

1899-900. *Stichopus regalis* Perrier M. R. (**54**).

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. II. Drag. 3 tra 41°, 02', 58", 7''' e 41°, 05', 01" Lat. N. e tra le Long. 8°, 32', 29", 9''' e 8°, 32', 23", 1'''. E. Gr. Prof. circa 150 m. Fango. — Due esemplari.

Lunghezza degli esemplari	Larghezza degli esemplari
n° 1; 180 mm.	n° 1; 30 mm.
n° 2; 190 mm.	n° 2; 31 mm.

Uno dei caratteri più netti dello *S. regalis* come ho potuto osservare nei due esemplari pescati dalla « Washington » è la forma delle spicole calcaree della pelle che il CARUS (**6**) dice « rotunda perforata processu medio elevato ». Infatti queste spicole sono, sebbene un po' irregolarmente, pur tuttavia rotonde. Le aperture delle spicole calcaree sono esagonali (esagono regolare) mentre le aperture che si trovano verso la periferia della spicola hanno la forma di un triangolo un lato del quale, e precisamente l'esterno, è curvo. Nel centro della spicola si erge un'appendice turriforme tetrabasale, munita alla sommità ed ai lati di spine appuntite e che presenta nel centro del processo turriforme tre aperture separate da un piccolo tramezzo di forma presso a poco rettangolare. Le aperture vanno diminuendo di luce quanto più ci si approssima alla sommità. Il processo turriforme è inserito perpendicolarmente al piano in cui giace la parte rotondeggiante della spicola. Fra le spicole calcaree esistono sparse irregolarmente piccole macchie brune sottocutanee di pigmento.

Pseudostichopus occultatus MARENZELLER

1893. *Pseudostichopus occultatus.* — MERENZELLER E. (**47**).

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. XXXI. drag. 35. Lat. 39°, 20', 28'', N. Long. 13°, 10': 38'', E. Gr. Prof, 3624 m. fondo di fango tenace giallo ed azzurro.—Sei esemplari.

Staz. XXXII. Drag. 36 Lat. 48°, 05', N. Long. 11°, 59' 40'', E. Gr. Prof. 400 m.—Quattro esemplari.

I sei esemplari della dragata 35 hanno le dimensioni:

Lunghezza	Larghezza
n. 1; mm. 15 1/2	n. 1; mm. 7
n. 2; mm. 16	n. 2; mm. 7
n. 3; mm. 18	n. 3; mm. 8
n. 4; mm. 20	
n. 5; mm. 21	
n. 6; mm. 30	

Dei quattro esemplari della dragata 36 due hanno le dimensioni:

Lunghezza	Larghezza
n. 1; mm. 11	n. 1; mm. 4
n. 2; mm. 12	n. 2. mm. 4

i due rimanenti sono mal conservati nè possono esser misurati.

Il Prof. Giglioli nella sua relazione preliminare sulla spedizione del « W a s h i n g t o n » (**13**) dice che nella dragata 35 trasse da un fondo di 3624 m. « 8 singolari animalucci con i caratteri riuniti di Gefirei ed Oloturidi a me affatto nuovi e di cui per ora non saprei indicare la classe neppure in modo approssimativo; erano certamente viventi nel fango del fondo ed il loro corpo è in gran parte ricoperto da curiose appendici vitree a forma di tromba con le estremità dilatate in fuori e molto decidue ». Nella dragata successiva in profondità di 400 m. furono pescati altri « quattro di quei singolari esseri, affini ai *Gefirei*, pescati il giorno innanzi in 3624 m. ».

Nonostante il pessimo stato di conservazione di tutti gli esemplari, ho potuto facilmente classificarli (Tav. 6, Fig. 8). Sulla loro cute stanno infitte numerose conchiglie di *Cleodora* che sono « le curiose appendici vitree in forma di tromba ». Sulla cute e fra i pedicelli ambulacrali esistono numerosi gusci di *Foraminiferi* misti a granuli di sabbia e a fango gialliccio.

Il Marenzeller dà una esatta descrizione del *Pseudostichopus occultatus* (**47**) e pur avendo solamente letto la relazione preliminare della spedizione del « W a s h i n g t o n » e notato ciò che il Prof. Giglioli in essa dice riguardo a queste forme, scrive che gli esemplari del « W a s h i n g t o n » per la presenza dei dischi di *Cleodora* sono da ritenersi identici alle forme da lui possedute e che erano state raccolte nel Mediterraneo. Voglio solo notare che mentre il Marenzellee ha descritto la nuova specie di *Pseudostichopus* nel 1890, il « W a s h i n g t o n » aveva raccolto 10 di queste forme fino dal 1881, fatto questo interessantissimo che sta a dimostrare come nel Mediterraneo anche a profondità non eccessivamente forti s'incontrano già forme abbissali, precisamente a profondità di 400 e di 2624 metri.

Ankyroderma musculus Risso (**65**)

1893. *Ankyroderma musculus* Ludwig H. (**40**).

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. XXXIII. Drag. 38. Lat. 37°, 52', 55", N. Long. 11°, 56', 40", E. Gr. Prof. 823, 760 m. Fondo di fango.—Tre esemplari.

Lunghezza degli esemplari	Larghezza degli esemplari
n. 1; mm. 34	n. 1; mm. 17
n. 2; mm. 52 $^1/_2$	n. 2; mm. 20
n. 3; mm. 53	n. 3; mm. 20.

Il Prof. Giglioli (**13**) nella sua relazione riferisce di aver pescato in questa dragata « 4 Oloturidi di forma strana e di due specie ». Io invece non ho ritrovato che tre *Ankyroderma musculus* (Fig. 7) assai ben conservati, tanto da rendermi possibile un esame un po' minuto delle spicole di questa specie (Fig. 15). Queste sono di varia forma; tipiche del genere quelle ad àncora (Fig. 14). L'àncora è inserita su di una piccola placca rotonda con numerosi fori sovrapposta a 4 o 5 placche a racchetta raggruppate insieme per la parte ovale della racchetta mentre i manichi irraggiano a forma di stella. Trovare l'àncora intatta è difficile a causa della sua posizione; infatti essa è inserita in un piano perpendicolare alla pelle e la solleva con il suo apice; basta un piccolissimo urto del corpo, perchè una parte dell' àncora e precisamente la più interessante venga a rompersi. Tutte le altre placche multiformi non hanno disposizioni particolari nelle varie parti del corpo come del resto non l'hanno le placche a racchetta e ad àncora, ma mentre le prime sono numerosissime, le seconde sono meno frequenti. Tra le placche calcaree stanno dei granuli color rosso-vino disposti senza ordine sparsi od aggruppati nella pelle. Questi granuli, sulla costituzione dei quali si intrattenne il Petit (**62**), esaminati a forti ingrandimenti presentano una struttura tutta loro particolare approssimativamente simile a quella dei granuli d'amido, infatti sono lenticolari, con un centro intorno al quale stanno disposte varie zone concentriche di forma oblunga. L'intensità della colorazione non è uniforme, esiste una zona più scura nell'interno, una più chiara all'esterno (**62**).

Nel 1901 il « Maya » (**34**) ripescava un esemplare di *A. musculus* di dimensioni assai più piccole di quelli del « Washin-

g t o n » in 100 metri di profondità ed in vicinanza della costa di Cuma.

Così pure il Ludwig (**39**) nel 1897 possedette e studiò forme di *A. musculus* pescate nel Mediterraneo.

Trochostoma mediterraneum n. sp.

« W a s h i n g t o n » — Campagna 1881.

Staz. I. drag. 4. Lat. 41°, 08′, 44″, 4‴ N. Long. 8°, 34′, 21″, 7‴ E. Gr. Prof. 800, 1005 m. Fondo di fango.—Un esemplare.

Il Prof. Giglioli nella sua esposizione preliminare dei risultati della campagna del « W a s h i n g t o n » a proposito della Staz. I. Dragata 1. scrive che il gangano riportò viventi alla superficie « un grosso Palemonide di un rosso intenso, un Brachiuro affine alle *Amathia* ed un *Sipunculoide*. Esaminata però la collezione si vede che il *Sipunculoide* della dragata 1 non esiste; esiste invece un *Oloturoide* che per la forma esterna del corpo, sebbene vi si vedano nettamente i cinque muscoli longitudinali suddivisi caratteristici delle Oloturie, può a prima vista sembrare un *Sipunculoide* e trarre in inganno anche un occhio molto esperto. È una forma molto interessante che io ritengo appartenere ad una specie non ancora descritta di un genere fino ad oggi non rinvenuto nel Mediterraneo. Ne do qui la descrizione fondata su quei pochi caratteri che ho potuto con sicurezza rilevare dall' esame dell'unico esemplare che, già sezionato da vari anni, è giunto a me in condizioni assai miserevoli.

Aspetto esterno.—Il c o r p o che ha una lunghezza totale di 80 mm. è diviso in tre parti ben distinte; una parte anteriore (mm. 13) una mediana (mm. 39) ed una posteriore caudale (28 mm.); all'apice della parte anteriore cilindrica (mm. 7), rugosa con numerose ripiegature della pelle si apre la bocca; la parte mediana, che ha un diametro (18 mm.) assai maggiore della parte anteriore, ha forma ovale, la parte posteriore termina con una lunga coda che va progressivamente assottigliandosi. Il corpo è privo di papille, ne ho potute scorgere soltanto alcune intorno all' apertura anale senza però poterle contare a causa del cattivo stato di conservazione dell' esemplare. La pelle è rugosa in tutta la superficie del corpo e sottile a tal segno che si possono vedere per trasparenza i muscoli longitudinali. La rugosità è data dalle placche calcaree

che qua e là sollevano la pelle in piccole prominenze perpendicolarmente alla sua superficie.

Le placche calcaree sono numerosissime e costituite: da un disco calcareo rotondeggiante con numerosissime aperture irregolarmente esagonali, nel centro del quale s'innalzano, saldati per la parte interna, dei prolungamenti a forma di bastoncelli muniti di spine. Di questi dischi calcarei ve ne sono alcuni più irregolari e più spessi altri più sottili e regolari, ma la differenza è piccolissima e sempre sono sormontati da tre bastoncelli. Non vi sono granuli concentrici rosso-vinosi strutturati, come nell'*A. musculus* ed in altre specie di *Trochostoma*, ma piccole porzioni di placche colorate di rosso giallastro, ed alcuni piccoli e rari punti colorati, isolati nello strato sottocutaneo libero da placche i quali anche osservati con forti ingrandimenti, non presentano struttura nè differenza di colorazione tra la loro parte interna e l'esterna.

L'ano si apre nella parte terminale della coda con una apertura radiata.

Il colore dell'esemplare in alcool è bianco gialliccio.

Caratteri interni. — La bocca si apre nella parte anteriore del corpo ed è circondata da 15 tentacoli.

L'anello calcareo perifaringeo (Fig. 10) è costituito da 5 pezzi radiali e 5 interradiali; i cinque pezzi radiali si prolungano verso l'interno del corpo biforcandosi alla estremità interna.

Le ampolle tentacolari sono lunghe, digitate.

La piastra madreporica non differisce dalle ordinarie piastre madreporiche del genere *Trochostoma*.

Il canale digerente (molto mal conservato come tutti gli organi interni, alcuni dei quali irriconoscibili) non sembra presentare nulla di caratteristico.

Gli organi respiratorii sono in numero di due, uno destro ed uno sinistro, sono gracili, non troppo ramificati nè sviluppati, insomma non differiscono di molto da quelli delle altre specie come ad esempio del *Trochostoma thomsoni*.

La vescicole del Poli è assai sviluppata e con piccole macchie rossastre.

I muscoli longitudinali in numero di 5 presentano un solco longitudinale cosicchè appaiono come suddivisi in due nastri; si possono osservare anche ad occhio nudo per trasparenza.

I muscoli trasversali sono potenti e numerosissimi specialmente nella parte media ed in quella anteriore.

Gli organi genitali non sono più al posto e solo se ne trovano dei residui sparsi qua e là nell'interno del corpo.

Il *T. mediterraneum* si ravvicina assai al *T. albicans* (Theel 1873-4) (**73**) da questo però differisce per la forma del corpo, per le dimensioni, per la disposizione uniforme delle spicole nelle varie parti del corpo, e per le rare e corte papille anali. Non mi è stato possibile l'esame di alcuni caratteri specifici assai importanti, come ad es. il numero delle papille anali e delle piastre calcaree che circondano l'ano, a causa della cattiva conservazione dell'esemplare; forse l'esame completo ed accurato di esemplari in buone condizioni avrebbe potuto far rilevare qualche altra analogia col *T. albicans*, ma in ogni modo ritengo che le differenze che ho sopra rilevato mi autorizzino a considerare, sia pure in via provvisoria, il *Trochostoma* raccolto dal « Washington » come rappresentante di una nuova specie.

Synapta inhaerens (F. Muller)

1878. *Synapta inhaerens* Theel, H. (**74**).

« Washington ».—Campagna 1881.

Staz. XXIX. Drag. 33. Lat. 40°, 37′, 32″ N. Long. 14°, 09′. 52″ E Gr. Prof. 360, 159. Fango.—Un esemplare.

Questa *Synapta inhaerens* è mal conservata. La sua lunghezza è di circa 93 mm., la larghezza massima mm. 7 (**9**). Insieme a questo esemplare esistono altri frammenti appartenenti probabilmente ad altri individui dello stesso genere.

Synapta inhaerens ? (F. Muller)

1878. *Synapta inhaerens* Theel, H. (**74**),

« Washington »—Campagna 1881.

Staz. XIII. Drag. 14. Lat. 39°. 15′. 37″. N. Long. 9°, 26′, 37″, 7‴ E. Gr. Presso il Capo Carbonara. Prof. 508 m. Fango.—Un esemplare.

La *S. inhaerens* di questa dragata è malissimo conservata e manca della parte posteriore del corpo sicchè la determinazione è dubbia.

? *Synapta*

« Washington » — Campagna 1881.

Staz. XXIX Drag 33. Lat. 40°, 37'. 32" N. Long. 14. 14°, 09', E. Gr. Profondità 360, 159 m. Fango. — Un esemplare.

Distribuzione sistematica delle oloturie raccolte dal Washington nel 1881-1882.

Holothurioidea

Fam. 1. **Aspidochirotae**

Stichopus regalis Cuvier

Pseudostichopus occulatus Mar.

Fam. 2. **Molpadidae**

Ankyroderma musculus Risso

Trochostoma mediterraneum n. sp.

Fam. 3. **Synaptidae**

Synapta inhaerens F. Muller

Synapta ?

Firenze. Laboratorio di Zoologia degli Invertebrati, Giugno 1913.

Bibliografia

1900. B a t h e r, F. A. — The Echinoderma—Treatise of Zoology, Edit. E. Ray Lankester, Part. 3: *London.* (1)

1887. B e l l, J. — Catalogue of the British Echinoderms in the British Museum : *London. p. 99.* (2)

1887. — — Note on the varations of *Amphiura Chiajei* (Forbes) : *Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 19, p. 43.* (3)

1900. B o s s h a r d, H. — Zu Kenntnis der Vebindungsweise der Skeletstuke der Arme und Ranken von *Antedon rosacea* (Link) (*Comatula mediterranea* Lam): *Jena Zeit. Naturw. 34. Bd. p. 65-107, 108, 112 Taf. 3-8.* (4)

1884-88. C a r p e n t e r, P. H.—Report of the Crinoida: *Challenger Report, Vol. 11.* (5)

1885. C a r u s , J. V.—Prodromus faunae mediterraneae: *Stuttgart. Vol. 1.* (6)

1876-78. D a n i e l s s e n, D. C. — K o r e n, I. — Asteroidea-Norv. North. Atlantic Exped.: *Christiania, Vol. 11, p. 34.* (7)

1892. D a n i e l s s e n, D C.—Crinoidae (Nordske Nordshavs Exped.): *Christiania, Vol. 21, 28 p.* (8)

1882. — — Holothurioidea.—Nordkse Nordshavs Exped.: *Christiania, Vol. 2, p. 104* (Crinoids *p. 35, Plt. 1, 5*). (9)

1903. D e l a g e, Y.—H e r o u a r d, E.—Traitè de Zoologie concréte : *Paris, Tomo 3.* (10)

1905. D o d e r l e i n, L.—Arktische Seeigel—Fauna Artica : *Jena, 4 Bd. p. 420.* (11)

1862. D u j a r d i n, H u p é, F. — Histoire naturelle des Zoophites, Echinodermes : *Paris, p. 609.* (12)

1881. G i g l i o l i, E. H. — La scoperta di una fauna abissale nel Mediterraneo : *Atti 3 Congr. Geog. Naz. Venezia, Vol. 2, p. 155 con una carta.* (13)

1884. G i g l i o l i, E. H. — I s s e l, A. — Pelagos.—Saggi sulla vita e sui prodotti del mare : *Genova.* (14)

1878. G r i e g, J.—The Norvegian North-Atlantic Exped. 1876-78-Ophiuroidea : *Vol. 22, p. 3.* (15)

1840. G r u b e, E. — Aktinien. Echinodermen und Wurmer des Adriatische Mittelmere : *Konigsberg, p. 33.* (16)

1902. H e r o u a r d, E. — Sur l'anatomie comparée des Echinodermes: *Bull. Soc. Z. France, Vol. 27, p. 131.* (17)

1902. — — Holothuries provenant des campagnes de la « P r i n c e s s e A l i c e » 1892 - 97: *Camp. Sc. Prince Monaco, Fas. 22, p. 14, Plc. 11.* (18)

1896. K o e h l e r, R. — Note préliminaire sur les campagnes de l'« H i r o n d e l l e »: *Mem. Soc Z. France. Tome 9. p. 203.* (19)

1907. Koehler, R. Revision de la collection des Ophiures du Museum d'Hist. Nat. Paris: *Bull. Sc. France Belgique, Vol 41, p. 279.* (20)

1906. — — Ophiures nouvelles ou peu connues: *Mem. Soc. Z. France, Tome 17. p. 54.* (21)

1901. — R.—Echinides et Ophiures « Belgica »: *Anvers p. 42, Plc. 8.* (22)

1901. — — Note préliminaire sur quelques Ophiures nouvelles provenant des campägnes de la « Princesse Alice »: *Bull. Soc. Z. France, Tome 26, p. 222.* (23)

1905. — — Ophiures de l'Expedition du « Siboga »: *Siboga Exped. 26, p. 222.* (24)

1901 — — Note préliminaire su les Echinides, Ophiurides, Crinoides, zecueillis en 1898-99 par la « Princesse Alice » dans les règions Arctiques: *Bull. Soc. Z. France, Vol. 26, p. 98.* (25)

1910. — — Description d'Holothouries nouvelles appartenants au Musée Indien: *Rec. Indian Mus. Calcutta, Vol. 5, p. 89, Plt. 6-7.* (26)

1900. — — Les Echinides et les Ophiurides de l'Expedition Antarctique Belge: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 131, p. 1010.* (27)

1896. — — Echinodermes—Rèsultats des Campagnes Scientifiques du « Caudan »: *Lyon. Vol. 26, p. 38, 118.* (28)

1897. — — Echinodarmes recueillis par l'« Investigateur » dans l'Ocean Indien.—Les Ophiures de mer profonde: *Ann. Sc. Nat. (3) Tome 4, p. 277, Plc. 5-9.* (29)

1898. — Echinides et Ophiures provenants des Campagnes de l' « Hirondelle »: *Camp. Sc. Prince Monaco, Fas. 12, 78 p, 10 Plc.* (30)

1896. — — Sur la determination et la synonymie de quelques Holothuries: *Bull. Sc. France-Belgique, Tome 26, 14 p.* (31)

1906. Koehler, R.—Vaney, C.—An Account of the Deep-sea Holothurioidea collected by the Royal Indian Museum Survey Ship « Investigator »: *Calcutta, Vol. 1, 123 p. 15 Plt.* (32)

1904. Lo Bianco, S.—Pelagische tiefseetischerei der « Maja » in der umgebung von Capri: *Jena, 91 p. Taf. 41, 1. Karte.* (33)

1866. Lyungman, A.—Ophiuroidea viventia hucusque cognita: *Ofv. Svenk. Vet. Akad. Forhandl. N. 9.* (34)

1900. Ludwig, H.—Echinodermen—Broun's Klassen und Ordnungen des Thier Reichs, I. Buch: *Liepzig.* (35)

1900. — — Ophiuroiden: *Ergeb. Hamburg Magalh. Sammelreise, 4 Lief. N. 3, p. 28.* (36)

1879. — — Die Echinodermen des Mittelmeeres.—Prodromus eine monographischen Bearbaitung derselben: *Mitth. Z. Stat. Neapel, 1 Bd. p. 523.* (37)

1897. — — Die Seesterne des Mittelmeeres: *Fauna und Flora, Golf Neapel.—24. Monographie. 491 p. 12 Taf. 12 fig.* (38)

1893. Ludwig, H.— *Ankyroderma musculus* (Risso): eine Molpadide des Mittelmeeres nebst Bemerkungen zur Philogenie und systematik der Holothurien. *Wiss. Z. 2 Bd. p. 569, Taf. 29.* (39)

1894. — — Reports on an Exploration of the West Coast of Mexico. Central and South America, by the « Albatros » during 1891. The *Holothurioidea: Mem. Mus. Harward. Coll. Vol 17, N. 3, 178 p. 7. Plt.* (40)

1894. — — Reports on an Exploration by the « Albatross »: *Mem. Mus. Harward Coll. Vol. 17. N. 3, p. 183.* (41)

1900. Lutken, C. F.—Mortensen. T. H.—The Ophiuroidea: *Mem. Mus. Harward Coll. Vol. 23, N. 2. p. 22* (42)

1882. Lyman, Th. — Report on the Ophiuroidea dredged by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-76: *Rep. Sc. Res. Challenger, Vol. 5, p. 1.* (43)

1877. — — Ophiurans and Astrophytons: *Bull. Mus. Z. Harward Coll. Vol. 5, Part. 9.* (44)

1911. Lyman, Cl. — North Pacific Ophiurans in the collection of the United States National Museum: *Washington.* (45)

1893. Marenzeller, E. — Echinodermen gesammelt 1890-91-92: Bericht Commission Erforschung Ostliche Mittelmeeres: *Sitzungsber. Akad. Wien. 40 Bd. p 15, Taf. 4.* (46)

1893. — — Neue Echinodermen aus dem Mittelmeeres: *Sitzungsber. Akad. Wien. 102 Bd. p. 66.* (47)

1895. — — Echinodermen gesammelt 1893-94: *Denkschr. Akad. Wien. 62 Bd. 25 p. 1 Taf.* (48)

1883. Marion, A. F. — Considerations sur les faunes profondes de la Mediterranée: *Ann. Mus. H. N. Marseille. Tome 1, Mem. 2.* (49)

1905. Michailovskiy, M. — Die Echinodermen der zoologischen Ausbeute des Eisbrechers « Jemark » von Sommer 1901: *Annuaire Mus. Z. Pétersburg, Tome 9, p. 157.* (50)

1842. Muller, G.—Troschel, P. — Uber die Gattungen der Asterien und der Ophiuren: *Arch. Naturg. 6 Jahrg. p. 318.* (51)

1905. Nördgaard, C. — Hydrographical and Bilogical investigations in Norwegian fiords: *Bergens Mus. Skr. Bergen, p. 160.* (52)

1897. Ostergren, H. — Ueber die Fonction der Ankerformingen Kalkkorper uber Seewalzen: *Z. Anz. 20 Bd. p. 148.* (53)

1900. Perrier, M. R. Diagnoses des espéces nouvelles d' Holothuries draguées par le « Travailleur » et le « Talisman » *Bull. Mus. H. N. Paris, p. 244.* (54)

1896. Perrier, R. — Contribution á l'étude des Stellerides de l'Atlantic Nord: *Camp. Sc. Prince Monaco. Fas. 11, p. 59, Plc. 3.* (55)

1899. — — Sur les Holothuries recueillies par le « Travailleur et le « Talisman »: *C. R. Acad. Sc. Paris, Tome 126, p. 1664.* (56)

1902. — — Holothuries de l'Expedition scientifique du « Travailleur et Talisman »: *Paris. p. 529. Plc. 22.* 57

1896. Perrier. E. — Stellerides nouveaux provenant des Campagnes du yacht l'« Hirondelle »: *Mem. Soc. Z. France, Tome 4, p. 258* (58)

1875. — — Révision de la collection de Stellerides du Museum d'Histoire Naturelle de Paris: *Arch. Z. Exper. Tome 4, p. 265.* (59)

1894. — — Les Echinodermes des expéditions scientifiques du « Travailleur et Talisman » (1880 - 83) I. — Stellerides: *Paris 26 Plc.* (60)

1882-84. Petit, L — Sur deux espèces d'*Ankyroderma*: *Bull Soc. Phil. Paris (7) Tome 7. p. 162.* (61)

1902. Richard, J. — Campagne Scientifique du Yacht « Princesse Alice »: *Bull. Soc. Z. France. Vol. 27, p. 81.* (62)

1903. — — Campagnes Scientifiques de la « Princesse Alice » *Bull. Soc. Z. France, Tome 28, p. 63.* (63)

1826. Risso. A. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe Méridionale et particulierement de celles des environs de Nice et des Alpes Marittimes: *Paris, Tome 4.* (64)

1875. Sars, S. O. — Researches on the structure and affinity of the genus *Brisinga* based on the study, of a new species *Brisinga coronata: Christiania, 102 p Taf. 1-3.* (65)

1871. Sars, M — Oversigt of Norges Echinodermen: *Christiania.* (66)

1867. Selenka, E. — Beitrage zur Anatomie und Sistematik der Holothurien: *Zeit. Wiss. Z. 17 Bd. p. 291.* (67)

1868. Semper, C. — Die Holothurien Ostafrikas-Decken's Reisen in Ostafrica in den Jahrg. 1859-65. Wiss. Th., 3 Bd. 1 Abth: *Leipzig Heidelberg, p. 119.* (68)

1868. — — Holothurien—Reisen in Archipel der Philippinen. 2 Theil: *1 Bd. p. 288.* (69)

1889. Sladen, P. W. — Report on Asteroidea collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-76: *Rep. Sc. Res. Challenger, Vol. 30. p. 193.* (70)

1901. Sluiter, C. — Holonthurien « Siboga » Expeditie: *Leiden, 44 Monogr. 124 p. 10 Taf.* (71)

1876. Theel, H. — Report on the Holothurioidea dredged by H. M. S. « Challenger » during the Years 1873-74: *Rep. Sc. Res. Challenger, Vol. 4, Part. 1, p. 39.* (72)

1878. — — Report. on the Holothurioidea dredged by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-76, 1873-78: *Rep. Sc. Res. Challenger, Vol. 14, Part. 2, p. 39, Plt. 3-11.* (73)

1900. Verril, A. E. — North American Ophiuroidea: *Trans. Connecticut Acad. Vol. 10, p. 301, Taf. 42.* (74)

1888. Wogt, C. — Yung, E — Traité d'anatomie comparée pra ique: *Paris.* (75)

Spiegazione delle Tavole 6-7.

Tavola 6.

Fig. 1. — *Hydrasterias richardi* (lato dorsale). × 5 volte.
» 2. — *Brisinga coronata*. Disposizione regolare delle papille boccali e dentali. × 65 dm.
» 3. — *Brisinga coronata*. Disposizione irregolare delle papille boccali e dentali. × 65 dm.
» 4. — *Brisinga coronata*. Disposizione irregolare delle papille boccali e dentali. × 65 dm.
» 5. — *Ophioglypha albida*. Placche dorsali del disco di una zona interradiale, e placche dorsali delle braccia. × 65 dm.
» 6. — *Ophioglypha albida*. Zona interbrachiale ventrale e placche brachiali ventrali. × 135 dm.
» 7. — *Ankyroderma musculus*. × 2 dm.
» 8. — *Pseudstichopus occulatus*. × 2 dm.
» 9. — *Trochostoma mediterraneum*. × 1 $^1/_2$ dm.
» 10. — *Trochostoma mediterraneum*. Anello perifaringeo ed ampolle dei tentacoli boccali. × 21 dm.

Tavola 7.

» 11. — *Astropecten pentacanthus* — Lato ventrale. × 21 dm.
» 12. — *Brisinga coronata*. Disposizione regolare delle papille boccali e dentali. × 65 dm.
» 13. — *Ophioglypha albida*. × 21 dm.
» 14. — *Ankyroderma musculus* — Spicole caratteristiche. × 65 dm.
» 15. — *Ankyroderma musculus*. Spicole. × 65 dm.

Ricevuto il 30 Giugno 1913. Finito di stampare il 13 Febbraio 1914.

L'apparato opercolare e la cavità peribranchiale nei Cordati

I. Lo sviluppo normale della regione nel *Bufo vulgaris* fino alla chiusura della cavità peribranchiale.

M e m o r i a

di

Paolo Della Valle

con le tavole 8-16
ed una incisione

Introduzione

Nel 1826 Rathke, lo scopritore delle fessure branchiali negli embrioni degli Amnioti, occupandosi dell'ulteriore destino di tali formazioni nello sviluppo del pulcino notava (p. 165 e 174-5) come queste scomparissero, non per semplice richiusura, come egli stesso inizialmente aveva creduto ('25 p. 749), ma perchè ricoperte da una formazione che egli paragonò all'opercolo dei Teleostei.

La grande importanza morfologica del fenomeno, non fu chiaramente compresa nè dal Rathke stesso nè dagli embriologi che lo seguirono. Oramai però, dalle conferme posteriori date di solito

solo più o meno incidentalmente, e quasi sempre per uno scopo puramente descrittivo, possiamo essere sicuri che fenomeni simili si verificano in tutti i Polmonati.

Mancano nondimeno ancora completamente lavori speciali sull'argomento [1]) appunto perchè mancava la spinta del problema morfologico da esaminare, e le notizie che abbiamo invece sono dovute solo a ricerche di altra natura che trattano di sfuggita, anche delle metamorfosi della regione che consideriamo. Così p. es. qualche notizia indirettamente si può raccogliere nei lavori che si collegano all'ipotesi emessa da His sull'origine ectodermica del timo nei mammiferi, nei quali, però, quasi si può dire che mai è fatto cenno delle possibili questioni morfologiche che, anche per il timo, sorgono dalla somiglianza con ciò che si osserva nei Pesci. Qualche altra notizia si può ricavare pure dai lavori, poco numerosi e spesso deficienti, che si occupano di portare un contributo, sia pure solo prevalentemente grafico, alla conoscenza dello sviluppo della forma esterna. Il più spesso però anche i buoni disegni di questa regione del corpo, negli stadii di maggiore importanza morfologica sono tutt'altro che accurati, ciò che è dovuto in gran parte anche alle notevoli difficoltà dell'osservazione obbiettiva.

Conseguenza di ciò è, non solo una conoscenza descrittiva dei fenomeni assolutamente insufficiente (deplorata anche da coloro che con adeguata preparazione embriologica si occuparono dell'eziologia delle fistole cervicali [2])) ma anche e specialmente l'assoluta ignoranza di uno dei capitoli della morfologia dei Cordati che deve essere considerato fra i più importanti, e che invece non si trova esaminato da questo punto di vista generale in nessuno dei maggiori trattati di morfologia e di embriologia dei Vertebrati.

Se infatti, come mi propongo di dimostrare in questo e nei successivi lavori, l'apparato opercolare si può riconoscere in tutti i tetrapodi, questa formazione non potrà continuare ad essere considerata come una accidentalità anatomica di alcuni pesci, ma dovrà invece assumere il valore di uno dei più costanti caratteri

---

[1]) Fanno eccezione solo due brevi note di Nassonow **'95** e **'96**, che, ignorando i lavori di Rathke credette di avere per primo scoperta una formazione opercolare negli embrioni degli uccelli.

[2]) Cfr specialmente l'accurato lavoro di Kostanecki e Mielecki **'90**.

dei Gnatostomi [1]). Naturalmente questa conchiusione ci autorizza anche a porci la questione molto più complessa, dell'omologia di questo apparato opercolare dei Cranioti e della cavità peribranchiale così formata, con le formazioni simili che si osservano nei Leptocardi. Quest'ultimo problema è tanto più interessante in quanto che l'interpretazione morfologica della cavità atriale degli acranii è stata oggetto di interpretazioni disparate, alcune delle quali addirittura fantastiche. Infatti ciò è potuto sembrare giustificato in parte in quanto si è creduto che solo alcuni pesci altamente differenziati presentassero una cavità peribranchiale che un' analisi superficiale facilmente poteva dimostrare di natura completamente eterogenea, ma non può essere accettato prima di una dimostrazione esauriente, se ci troviamo di fronte ad un carattere comune a quasi tutti i Vertebrati. Ciò è tanto più evidente quando si consideri che anche per questi deve logicamente esistere sempre una partecipazione più o meno notevole della regione epibranchiale postioidea alla costituzione della plica opercolare.

Basta considerare infatti che se la plica opercolare fosse davvero esclusivamente ioidea, così come essa termina liberamente (o secondariamente si salda) in direzione ventrale e codale, ciò dovrebbe anche fare nella parte dorsale dove essa ricopre le estremità dorsali dei branchiomeri postioidei. L'assoluta inesistenza di qualche cosa di simile, contribuisce fortemente a far credere che la formazione opercolare si estenda anche nei Vertebrati per tutta la regione branchiomerica dorsale.

Da un punto di vista generale poi, questo fenomeno ci si presenta, specialmente nelle sue forme più complesse, come la realizzazione della inclusione secondaria nell'interno del corpo, di una regione della antica superficie esterna, in modo tale che in seguito dal di fuori non è più riconoscibile alcuna traccia di questo processo. Tale fenomeno è paragonabile in un certo modo, per la sua natura di cicatrizzazione fisiologica e per l' effetto di includere nell'interno del corpo una cavità con pareti che prima erano parti della superficie del corpo, alla così detta gastrulazione, alla formazione del sistema nervoso centrale, del labirinto acustico e del

---

[1]) Che anche per i Selaci la esistenza di un apparato opercolare debba essere considerata tipica, è stato giustamente sostenuto da GÖTTE ('**01** p. 564-5) in base al comportamento dell'antichissimo *Pleuracanthus*, di *Clamydoselache* e degli Olocefali.

cristallino. Ed anche da questo punto di vista generale il fenomeno è interessante, per la notevole estensione della regione, per il fatto che il fenomeno si verifica in alcuni casi (p. es. Urodeli) con tessuti già altamente differenziati, ed anche per lo strano destino finale delle pareti ectodermiche della cavità che viene così inclusa nell'interno del corpo.

Ma naturalmente lo scopo principale di queste ricerche morfologiche è quello di mostrare quali sono i rapporti che costantemente si trovano realizzati attraverso le profondissime differenze dei particolari che mascherano l'uniformità fondamentale dei singoli casi [1]).

Questo concetto astratto del comportamento tipico di questa regione del corpo nei diversi cordati, per la sua stessa natura non potrà essere raggiunto che solo come conchiusione di un preciso lavoro analitico, dal quale risulti quali siano i fattori che contribuiscono alla realizzazione dei diversi tipi di apparato opercolare che si osservano nello sviluppo delle diverse classi ed ordini dei Cordati metamerici, tipi fra i quali ricorderò, come più evidentemente disparati, i comportamenti che si vedono realizzati nell'Amphioxus, nei Teleostei, e negli Amnioti dal collo lungo. Tale analisi dovrà specialmente tener conto, dal punto di vista embriologico della regione dalla quale l'apparato opercolare si origina, specialmente rispetto ai diversi branchiomeri, del suo comportamento rostrale e caudale e, nei casi in cui ciò si verifica, dei suoi rapporti con la regione con la quale ventralmente si salda. Dal punto di vista poi dell'anatomia topografica comparata della forma adulta, che costituisce l'altro potente metodo della morfologia, la nostra ricerca dovrà essere diretta a determinare con precisione specialmente la partecipazione dei diversi nervi all' innervazione cutanea della regione in questione ed i rapporti dei muscoli che con l'apparato opercolare stanno in più diretto rapporto, sia per ciò che riguarda la loro innervazione che i loro rapporti con le parti alle quali si inseriscono.

Data quindi l'ampiezza dell'indagine embriologica ed anatomica da compiere in un campo ben poco esplorato, la trattazione

---

[1] Non occorre dire che questo, che è il solo risultato logicamente giustificato di ogni generalizzazione comparativa, non può in alcun modo permetterci illazioni filogenetiche, che sono state invece il miraggio della morfologia del secolo XIX.

completa dell'argomento non può essere fatta che con una serie non breve di memorie che trattino analiticamente i principali punti speciali dell'argomento in esame.

È naturale che fra tutti i Vertebrati polmonati, quelli che prima degli altri debbono richiamare l'attenzione a proposito dell'apparato opercolare, sono gli Anfibii per la esistenza di branchie funzionanti durante la loro vita larvale acquatica, che tanto ha contribuito a renderli uno degli esempii più citati della così detta legge biogenetica fondamentale. Per questa ragione appunto lo spontaneo paragone di ciò che si osserva nei Pesci con ciò che si osserva nei girini ha già fatto incidentalmente notare anche in questi ultimi l'esistenza di un apparato opercolare, sia pure dal solo punto di vista descrittivo e solo per i primi stadii; anzi perfino qualche manuale vi dedica alcune parole.

Anche però per altre ragioni morfologiche lo studio di ciò che avviene negli Anfibii deve qui precedere lo studio di ciò che avviene negli Amnioti. Infatti lo sviluppo iniziale assoluto abbastanza notevole della regione branchiomerica negli Anfibi, rende più chiari i primi fenomeni di sviluppo; mentre d'altra parte l'atrofia alla quale essa soggiace finisce col produrre condizioni anatomiche terminali molto simili a quelle che vengono raggiunte direttamente dagli Amnioti, in maniera meno facilmente analizzabile perchè realizzate con tessuti molto meno differenziati di quelli delle larve degli Anfibii.

Inoltre, in questi ittiopsidi polmonati, così come nei pesci, è straordinariamente breve o addirittura manca un « collo » che invece si può dire che esista sempre e bene individualizzato negli Amnioti. Per questa classe poi esiste pure la possibilità di servirsi del comportamento degli organi della linea laterale di questa ragione come ulteriore mezzo di analisi delle possibili omologie con i Pesci.

La causa per la quale però nemmeno per gli Anfibii si è avuta una trattazione della morfologia dell'apparato opercolare da un punto di vista generale, deve essere probabilmente ricercata: I. Nel fatto che gli specialisti che hanno accennato al fenomeno spesso ignoravano che si potesse trattare di un fatto che si verificava anche oltre i confini degli ittiopsidi. II. Nella differenza a prima vista notevole fra il comportamento dell'opercolo nella mas-

sima parte dei Teleostei e quello delle larve degli Anfibii più noti. III. Nella difficoltà di interpretazioni morfologiche proveniente anche dalla molto dubbia o inesistente omologia tra le frangie branchiali dei Pesci e le formazioni simili delle diverse larve di Anfibii. IV. Nella facile constatazione che i diversi ordini di Anfibii per ciò che riguarda l'apparato opercolare differiscono molto profondamente fra loro, come avremo occasione di esaminare altrove. È però da notare che tali differenze sono molto meno gravi di quanto apparirebbero a prima vista, perchè, come spesso accade, le forme adulte si rassomigliano fra di loro molto più che non le forme larvali, ciò che, se non torna a decoro della pretesa ricapitolazione ontogenetica della filogenesi è perfettamente comprensibile come effetto dovuto ad eterocronie di sviluppo.

Tra i diversi ordini degli Anfibi, per questo argomento suscitano maggiore interesse gli Anuri faneroglossi, per i quali soltanto si verifica nella regione che esaminiamo il fenomeno assolutamente unico [1]) nella embriologia dei Vertebrati, dello sviluppo degli arti anteriori nell'interno della cavità peribranchiale fino ad uno stadio avanzatissimo, fatto questo degno di nota anche per il problema generale del valore morfologico della plica opercolare.

Questa condizione di cose rende anche più interessante l'analisi causale dei fattori della morfogenesi di questa regione alle diverse epoche dello sviluppo. Tale ricerca che sorge spontanea in chiunque consideri l'origine di una determinata forma organica non con il solo scopo di arida descrizione, implica naturalmente un ampliamente notevole dello studio, dovendo questo comprendere la evoluzione di tutti i possibili organi circostanti che con il loro diverso sviluppo relativo determinano la forma della regione in esame.

Ciò appunto mi sono proposto in questo studio, nel quale la morfologia del capo dei verterbrati viene considerata per la prima volta come il risultato complessivo della influenza mutua di tutte le parti coesistenti. Giacchè, per dirla con le parole che GÖTTE (75 p. 841) scriveva per la sua classica monografia: « Ich habe

[1] È interessante però di ricordare a questo proposito che, secondo la descrizione di TAYLOR (**13** p. 18-19) del materiale raccolto da AGAR nel *Symbranchus* le pinne pettorali vengono ricoperte per la loro parte basale dalla plica opercolare che si sviluppa caudalmente, ciò che è seguito dalla loro rapida riduzione.

dieses Buch nicht in der Absicht verfasst um lediglich die Erscheinungsthatsachen in der Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere festzustellen; sondern mein Ziel war, auf der Hand jener Thatsachen und auf Grund des beobachteten Uebergangs der Formen ineinander zu einer Vorstellung über die Kausalzusammenhang derselben zu gelangen ».

A tale scopo non mi sono limitato solo alla determinazione della storia della forma esterna, ma per cercare di comprendere la causa di questa, ho seguito anche le modificazioni della regione faringea dei branchiomeri, e delle tasche entodermiche interposte; le modificazioni del mesoderma branchiomerico nella sua individualizzazione nei singoli muscoli, controllandone l'evoluzione con lo studio del decorso dei tronchi nervosi; le alterazioni di rapporti dovute alle variazioni di dimensioni assolute e relative del pericardio, della cavità addominale, del pronefros, del sistema nervoso centrale, delle capsule sensitive e del mesenchima, studiandone le ripercussioni anche sulla forma generale della cavità entodermica e di tutto il resto del capo.

In questo modo soltanto, che potrebbe essere chiamate il metodo dell'embriologia topografica, è possibile rendersi perfetto conto della natura e della causa dei rapporti fra i diversi organi che noi constatiamo infine nell'organismo adulto.

L'analisi dei fenomeni morfogenetici che si verificano in questa regione però è essenzialmente ristretta solo a due brevi periodi della durata complessiva dello sviluppo di questi Anuri. Infatti durante tutto lo stadio larvale propriamente detto, come generalmente succede anche per altri organismi, vi è una quasi completa assenza di modificazioni di rapporti nonostante la lunga durata di esso, mentre invece tale stadio è preceduto e seguito da due periodi durante i quali in tempo relativamente brevissimo [1]) si verificano fondamentali cambiamenti anatomici, che riguardano principalmente appunto la regione della quale ci occupiamo [2]). Naturalmente questa condizione di cose per cui gli stadii successivi

---

[1]) Nel *Bufo vulgaris* tutto il periodo considerato del presente lavoro, nella stagione normale (fine di gennaio per Napoli) non suole oltrepassare una decina di giorni.

[2]) Come è noto la scomparsa delle branchie esterne e la fuoriuscita degli arti anteriori servirono a Dugès per individualizzare la condizone larvale propriamente detta degli Anuri, cioè quello che egli chiamò il III° Stadio della loro evoluzione.

da esaminare si susseguono a brevissima distanza, ha anch' essa contribuito a rendere poco noti i fenomeni obbiettivi che si verificano, nonostante l'enorme abbondanza di materiale che è facilissimo avere a propria disposizione.

Ma ciò che rende specialmente degni di studio i fenomeni morfogenetici dei girini degli Anuri, e quindi anche quelli che si verificano nella regione branchiomerica, è il fatto che questi organismi hanno tutti i requisiti per poter essere considerati il materiale classico della moderna embriologia sperimentale.

Infatti solo la riprova dell'esperimento ci può far giudicare se e fino a qual punto abbiano valore i fattori morfogenetici che la semplice embriologia topografica descrittiva ci aveva indicati, e se non ve ne siano anche altri che nello sviluppo normale non appaiono evidentemente nella loro reale importanza. Non vi è bisogno di mostrare come appunto le vere ultime cause efficienti della morfogenesi siano le sole di cui si debba poi tener conto in una morfologia comparata che voglia considerare le vere affinità profonde dei diversi organismi.

Una tale analisi sperimentale dei fattori della morfogenesi io ho già tentata abbastanza ampiamente, giungendo a dei risultati di cui alcuni sono interessanti oltre che per la morfologia dell'apparato opercolare, anche per la fisiologia della forma in generale. Però l'esposizione di queste ricerche naturalmente deve essere preceduta dall'esame ebbiettivo esatto dei fenomeni che si verificano durante tale periodo nella morfogenesi normale della regione.

Questa mia prima memoria ciò appunto si propone di dare per la prima fase dello sviluppo dell'apparato opercolare nel *Bufo vulgaris*, tipico rappresentante degli Anuri con larve che finiscono con l'avere normalmente uno spiracolo sul lato sinistro del corpo [1]).

[1]) *Levogirinidae* secondo BLANCHARD, che appunto sul comportamento dello spiracolo nelle larve aveva basata nel 1885 una classificazione degli Anuri. Se essa non ha valore sistematico fondamentale, come ha dimostrato BOULENGER ('86), ha però importanza per il nostro argomento, almeno limitatamente al periodo che esaminiamo.

Stato attuale delle conoscenze

In generale, gli autori che da SWAMMERDAM in poi hanno descritto lo sviluppo degli Anuri, debbono essersi fatto un concetto ben poco chiaro delle modalità precise per le quali avviene che in un primo tempo si osservano ai lati del capo dei girini delle frangie branchiali, ed in seguito queste non sono più visibili e la parete lateroventrale del capo si continua ininterrottamente al disopra di una cavità nella quale nuotano frangie branchiali di tutt'altra apparenza e con rapporti molto diversi da quelli che avevano quelle che le avevano precedute.

Si può dire che non esistano lavori speciali sull'argomento del tipo di quelli che ci hanno fatto conoscere negli Anuri i fenomeni dello sviluppo del cranio cartilagineo e delle cartilagini branchiali (PARKER '71, 76; STÖHR '81; GAUPP '92, 94), dei così detti derivati branchiali (MAURER '87) della tasca io-mandibolare fino alla sua parziale trasformazione in Tuba di Eustachio (VILLY '90, SPEMANN '98, FOX '01) degli archi arteriosi (BOAS '82, MAURER '88, MOLLENDORF '13).

Invece, per gli autori che hanno trattato dello sviluppo dell'opercolo e della cavità peribranchiale (che in generale sono quelli che si sono occupati dello sviluppo delle forme esterne), questo fenomeno rappresentava solo un capitolo della loro opera, spesso molto piccolo ed anche, secondo essi, privo di importanza morfologica. Ora, dato ciò, e data la difficoltà che realmente l'argomento presenta per la rapidità con la quale si verificano i gravi e complessi mutamenti di rapporti, si capisce come anche le descrizioni che questi autori danno di tale fenomeno dimostrino una scarsa chiarezza di idee in proposito.

In gran parte ciò è anche dovuto al fatto che gli embriologi che se ne sono occupati si sono accorti solo del fenomeno più grossolano della chiusura della cavità peribranchiale, ma non si sono curati di risalire agli stadii precedenti per analizzarne i fattori. Non si può dire poi neanche sempre che gli autori posteriori abbiano capito di più di coloro che li avevano preceduti, perchè non tutti si sono curati di sapere che cosa fosse già noto in proposito.

Riserbandomi di analizzare più particolarmente le singole affermazioni dei diversi autori trattando specialmente i vari argo-

menti, mi limiterò qui a notare brevemente il contributo apportato da ciascuno di essi in questo studio.

Il primo, ma non il meno accurato, è stato SWAMMERDAM (p. 818-9) che nel 1738 osservò nel giovane girino le appendici branchiali esterne e notò pure che in seguito queste non erano più visibili « dat my te neerstiger maakte, om de oorsaak daar van te ondersoeken » come egli scrive. Appunto per questa speciale attenzione rivolta a tale punto dello sviluppo del girino di Rana, potè notare come la cute del corpo circondasse ed in seguito ricoprisse le appendici branchiali prima di destra e poi di sinistra. Non si può dire però che egli si sia reso conto della vera origine delle appendici branchiali del girino a tutto nè che le due figure da lui date (di cui una rappresentante uno stadio con appendici branchiali ancora esterne e l'altra lo stadio larvale stazionario), siano molto accurate ed esatte.

CAVOLINI ('19 [1] p. 305-311) che è stato il primo a dare una descrizione abbastaza minuta ed esatta del sistema circolatorio branchiale dei girini di anuri e della loro seconda metamorfosi, non si occupa invece che incidentalmente dei fenomeni della formazione della cavità peribranchiale. Anche però solo i pochi accenni che egli fa alla formazione dello spiracolo ed alla morfologia delle appendici branchiali rivelano la sua grande sagacia di osservatore.

RUSCONI ('26) descrivendo l'aspetto esterno dei girini di Rana nei momenti successivi dello sviluppo, non si occupa di proposito della formazione della cavità peribranchiale. e quindi solo incidentalmente accenna ad alcuni importanti punti di tale fenomeno. Si deve specialmente ricordare che egli è stato il primo a notare durante l'esistenza delle branchie esterne, la presenza di « una specie di opercolo ». Le figure che egli dà sono artisticamente molto belle, ma purtroppo piccole e poco numerose per i momenti delle metamorfosi più gravi e più rapide, nè sempre sufficientemente particolareggiate nei punti morfologicamente più importanti ma di più difficile osservazione.

---

[1]) La memoria in cui sono contenute queste osservazioni, fu pubblicata postuma dall'Accademia delle Scienze di Napoli nel 1819, ma, secondo DELLE CHIAIE che la ripubblicò insieme alle altre memorie postume dello scienziato napoletano (p. 135-141) « la data di pubblicazione, anzichè nel 1819 è da fermarsene dopo l'anno 1793 ed avanti la morte dell'Autore, succeduta a marzo 1810 (CAVOLINI, Memorie postume p. IX).

Ciò però non vieta di affermare che il lavoro di Rusconi anche per il nostro argomento è di importanza fondamentale.

Del breve lavoro di Huschke ('**26**), sprovvisto di figure, non si può dire altro che non deve aver capito proprio niente dell'andamento dei fenomeni (cfr. spec. p. 194-5). Si deve però notare che egli (scrivendo nello stesso anno in cui Rathke pubblicava la notizia dell'esistenza di un opercolo nel pulcino), è stato colui che, più espressamente di Rusconi, ha affermata, sia pure per una omologia erronea [1]), l'esistenza nel girino di una parte rappresentante proprio « die Kiemenhaut, oder wie bey manchen Fischen hautig gewordenen Kiemendeckelapparat ».

Von Baer ('**28**), descrivendo per la fisiologia di Burdach lo sviluppo della Rana, ha data una descrizione molto accurata anche dei fenomeni di cui ci occupiamo. In questa, fra molte osservazioni esatte, sono contenute anche alcune affermazioni non perfettamente giuste, specialmente per ciò che riguarda la partecipazione della regione addominale alla chiusura della cavità peribranchiale, come vedremo nell'esame speciale di questo punto.

Rathke ('**32**) invece ha avuto il merito, con la sua classica opera sull'anatomia filosofica dell'apparato branchiale e dell'ioide nei Vertebrati, di includervi come un capitolo anche la descrizione della cavità peribranchiale dei girini.

In questa, anche se non vi sono molte nuove osservazioni, nè manca qualche inesattezza, pure è da ricordare come di fondamentale importanza la trattazione del fenomeno in correlazione con ciò che si verifica in questa regione in tutti gli altri vertebrati e le omologie meglio sviluppate se non del tutto esattamente determinate fra l'apparato opercolare degli Anfibii e quello dei pesci.

Lo stesso Rathke, nelle aggiunte all'articolo di Von Baer per la seconda edizione della fisiologia di Burdach ('**37**), porta

---

[1]) Non credo infatti, come Jordan ('**88** p. 14) che Huschke si riferisse alla lamina interna della parete lateroventrale della cavità branchiale, ma invece a quella parte del I° branchiomero postioideo posto dorsalmente alla linea di origine di tale lamina, che appunto si presenta macroscopicamente dall'esterno come « eine blasenartig gewölbte Haut..., die dünnere und dickere Stellen hat und faserig und wie zerrisen an manchen Stellen aussieht ». Quest'aspetto è dovuto al trasparire delle appendici cui è fornita la superficie faringea di questa regione del primo branchiomero postioideo che forma la parete laterale della regione respiratoria della faringe.

nuove notizie sulla formazione dei branchiomeri e delle appendici branchiali negli Anuri, ed anche nel manuale postumo di embriologia dei Vertebrati ('**61** p. 64-5), ricorda le formazioni opercolari abbastanza ampiamente pure negli Anfibii.

Quanto a Reichert **1838** lo si deve ricordare solo per notare con Götte ('**75** p. 628) che, nonostante che egli abbia intitolato il suo lavoro « Embriologia del capo degli Anfibii », viceversa non si è occupato che dalla embriologia dello scheletro del capo, e nemmeno bene, onde per noi non ha quasi importanza.

Più interessante è invece il contributo portato da Ecker con con le sue Icones Physiologicae ('**51**, tav. 23 fig. 25, 27-29), più che per nuovi dati di osservazione, per il fatto che le sue figure, per quanto poco numerose e non del tutto esatte, pure sono abbastanza accurate ed in ordine di data vengono subito dopo quelle di Swammerdam e di Rusconi. Anche attualmente esse sono da considerare tra le migliori pubblicate finora, e forse da esse derivano varii disegni di questi stadii dello sviluppo della Rana, inseriti in opere di divulgazione.

Anche abbastanza accurate sono le notizie e le figure che ha dato Remack ('**55** p. 155-6 e tav. 10) sulla evoluzione della regione branchiomerica della Rana, benchè nè le figure formino una serie completa da cui sia possibile farsi un'idea precisa dell'andamento dei fenomeni, nè ciò sia possibile mediante la brevissima descrizione che egli ne dà. Merito suo è però quello di avere dato per il primo numerose figure di dissezione, che, se pure troppo piccole e non molto accurate, pure sono l' indice del desiderio di cercare nelle metamorfosi interne le cause della evoluzione della forma esterna. Esatte sono le notizie da lui date sulla identità morfologica delle branchie « esterne » ed « interne », sul modo di chiusura finale della cavità peribranchiale e sull'origine dell' arto anteriore.

In questa enumerazione non si deve dimenticare nemmeno il lavoro di Whitney ('**67** p. 45-6) che, pur essendosi accontentato di esaminare superficialmente i fenomeni più evidenti, ha data una descrizione abbastanza accurata della riduzione delle appendici branchiali « esterne » al momento della chiusura della cavità peribranchiale.

Lavoro di ben maggiore lena è quello compiuto da Parker ('**71**, '**76**, '**81**) che ha studiata l'origine e le metamorfosi del con-

drocranio degli Anuri, in un grandissimo numero di specie indigene ed esotiche, illustrandole con moltissime tavole.

Benchè tale sua opera sia stata oggetto di critiche da parte di GAUPP (**'92** p. 277) ed in ogni modo tratti quasi esclusivamente del solo condrocranio e per di più sopratutto delle metamorfosi di questo nelle epoche successive a quelle di cui ora ci occupiamo, pure è anche per noi di grande interesse. Specialmente lo è la memoria del 1871 in cui sono studiati per la Rana anche gli stadii precedenti lo stadio larvale adulto, e per di più ciò è fatto proprio col metodo delle dissezioni che sole possono dare la completa conoscenza delle variazioni di rapporti fra le diverse parti.

Anche la seconda memoria del 1876, nonostante che si occupi solo di forme larvali adulte e delle metamorfosi successive, è molto interessante per noi per le molte notizie che dà intorno alle larve degli Aglossa, come vedremo tra poco.

Massima importanza per il nostro argomento ha la classica monografia di GÖTTE sul *Bombinator* (**'75**) che avremo frequentemente occasione di ricordare, specialmente perchè egli ha avuto cura di studiare l'evoluzione delle diverse parti della regione posteriore del capo dalle epoche più precoci fino all'adulto, cercando anche di rendersi conto delle diverse azioni dei varii fattori cooperanti. Naturalmente, data la enorme varietà e vastità dei fenomeni da lui studiati nell'intera embriologia del *Bombinator*, si comprende che la parte dedicata alla evoluzione della regione nei momenti che più specialmente ci interessano, non possa essere molto estesa nè raggruppata organicamente. Anche la sua descrizione del modo di chiusura della cavità peribranchiale (la prima accurata per un Mediogirinide) è molto buona, anche se non del tutto accettabile, come vedremo nel capitolo speciale.

Non si può invece lodare parimenti nella monumentale opera, la grande preponderanza data, almeno nelle tavole, allo studio delle sezioni, anche quando queste non sono necessarie, nonchè la scarsezza e la poca accuratezza delle figure della forma esterna [1]). Ciò forse potrebbe essere anche in relazione al fatto che GÖTTE non si occupa mai di proposito nel suo lavoro della morfologia comparata dell'apparato opercolare in relazione alle sue osservazioni sul *Bombinator*.

---

[1]) Cfr. HÉRON ROYER **'87**.

Lavori di molto minor conto sono i successivi. Quello di LATASTE ('77) p. es. è da ricordare soltanto per l'attenzione da lui rivolta alla formazione ed al destino dell'opercolo, senza però che egli conoscesse ciò che era stato pubblicato già in proposito e senza che per conto suo giunga a riconoscere il modo di saldatura della plica opercolare nè il modo di formazione della cavità peribranchiale e del suo forame di uscita, che pure erano già noti nelle linee fondamentali.

Più importanti, benchè senza alcuna pretesa morfologica, sono gli articoli di HÉRON-ROYER che si occupano dello sviluppo dei girini. Il primo ('79) è notevole per un certo numero di figure abbastanza mediocri sulla formazione della cavità peribranchiale del *Pelodytes punctatus*, per un fugacissimo accenno di omologia (con ogni probabilità erronea) fra il comportamento dell'opercolo nei girini rispetto agli urodeli ed ai pesci ed infine per alcune esatte osservazioni sulla formazione della regione spiracolare. Nel secondo ('85 p. 576) e nel terzo ('87 p. 644-5) studia poi principalmente la formazione della regione spiracolare negli embrioni di *Discoglossus* e di *Bombinator*, due specie a spiracolo mediano, ma in modo che lascia adito a dubbii e riserve. È poi da notare che nel lavoro del 1887, HÉRON-ROYER ha avuto cura di dare nuove buone figure dello sviluppo del *Bombinator* durante questo periodo, contrapponendole a quelle date da GÖTTE che egli considera come il risultato di raggrinzamenti dovuti ai reagenti.

Il lavoro di JORDAN ('88) benchè tratti della formazione della cavità peribranchiale dei girini di Rana solo per i rapporti che questo fenomeno ha con lo sviluppo dell'arto anteriore che ne viene ricoperto, pure è abbastanza accurato anche per questo argomento. Dopo una buona rivista bibliografica delle notizie precedenti, aggiunge di suo anche alcune altre osservazioni, dedotte però specialmente da sezioni di uno stadio già abbastanza avanzato, per cui si comprende come non abbia potuto formarsi un adeguato concetto dell'andamento dei fenomeni. L'attenzione sua, come si comprende, è stata specialmente rivolta al fenomeno della saldatura addominale della plica opercolare, ma, come vedremo nel capitolo relativo, quasi certamente le cose sulle quali maggiormente insiste sono delle semplici illusioni dovute ad insufficiente studio dei girini *in toto*, di cui infatti non dà nessuna figura per questi stadii.

La memoria di NAUE ('90) invece, nonostante che si occupi solo della struttura e dello sviluppo delle branchie delle larve di Rana, non dedica alla formazione della cavità peribranchiale che solo pochissime pagine, nelle quali poi l' argomento è trattato in modo assolutamente insufficiente. Come VON BAER e JORDAN anch'egli discute sul problema dei rapporti fra la plica opercolare ed i varii pezzi scheletrici, senza comprendere nemmeno lui che si tratta di un problema male impostato, e non analizzandolo del resto che in modo fugacissimo. Anche lui si è fermato sopratutto a descrivere di nuovo la saldatura addominale dell' opercolo ma lo ha fatto in modo molto confuso ed erroneo sotto molti punti di vista come vedremo in seguito. In relazione con ciò è il fatto che NAUE non dà nessuna figura d'insieme e solo un brutto disegno di una sezione sagittale di un girino quasi adulto nella regione dello spiracolo. Il valore morfologico del processo non è per nulla trattato.

Quanto all'articolo di ADLER ('01), benchè si proponga proprio lo studio dello sviluppo della forma esterna del *Bufo vulgaris*, possiamo dire che non ha apportato proprio nessun contributo alla conoscenza dei fenomeni che si verificano nella regione branchiomerica, tanto la sua descrizione ne è breve e superficiale. Anche le figure, specialmente degli stadii più interessanti (fig. 7-11) dimostrano la poca attenzione da lui rivolta a questi fenomeni morfogenetici.

Dopo di questa memoria, sull'argomento di cui ci occupiamo per gli Anuri europei non vi sono che fuggevoli accenni. BRAUS ('09 p. 165) p. es. parla incidentalmente del modo di chiusura della cavità peribranchiale, nel suo lavoro diretto a determinare sperimentalmente i rapporti fra l'arto anteriore e la perforazione dell'opercolo alla seconda metamorfosi, ed avanza anche ipotesi sull' origine filogenetica dell' inclusione dell' arto; DÜRKEN ('11) tocca incidentalmente della posizione topografica dell' abbozzo dell' arto al momento della sua prima formazione, e così di seguito esiste un certo numero di altri lavori che più o meno incidentalmente toccano un punto od un altro degli argomenti che ci interessano, come vedremo nel seguito del lavoro.

Dell' importante risultato sperimentale ottenuto da SPEMANN ('06) e dai suoi scolari PRESSLER e MEYER, della inversione della posizione normale dello spiracolo, tratteremo di proposito in una

nota speciale dedicata all'ulteriore analisi sperimentale di questo fenomeno.

Alle memorie ora ricordate, bisogna aggiungere anche quella di BLES ('08) che, trattando dello sviluppo di *Paludicola* (un anuro del Paraguay) ha toccato anche incidentalmente dello sviluppo della regione branchiomerica, dandone alcune figure (tav. 22), abbastanza buone anche per questa regione, che però dimostrano come in questa specie le cose decorrano proprio in modo identico a quanto si verifica nella *Rana* e nel *Bufo*.

Un gruppo a parte meritano di formare le notizie che finora abbiamo sulla evoluzione della regione branchiomerica in quegli Anuri faneroglossi nei quali, per l'abbondanza del materiale vitellino, la segmentazione tende verso il tipo meroblastico e l'evoluzione ulteriore degli embrioni si ravvicina maggiormente a quella dei Teleostei, degli Urodeli e dei Sauropsidi telolecitici anche per il comportamento della regione che esaminiamo.

Tra gli Anuri europei questo caso si verifica specialmente per l'*Alytes obstetricans*, per il quale abbiamo qualche notizia sull'evoluzione della regione branchiomerica dai lavori di VOGT ('42), HÉRON ROYER ('83), THIELE ('87), KEIBEL ('02), SEEMANN ('07), KAMMERER ('09), nessuno dei quali ne dà però una iconografia sufficientemente accurata o completa.

Tra gli anuri esotici, ciò si verifica in modo probabilmente anche più notevole che per l'*Alytes* in numerosi generi macrolecitici. Notizie abbastanza particolareggiate dei caratteri dello sviluppo sono state date specialmente per l'*Hylodes martiniciensis* della Guadalupa (cfr. HÉRON-ROYER '83 p. 431), per la *Phyllomedusa hypochondrialis* del Paraguay, illustrata con figure abbastanza buone anche per la regione branchiomerica da BUDGETT ('99) e da BLES ('08); per *Rhacophorus schlegeli* del Giappone studiato da IKEDA ('97); per *Rhacophorus reinwardti* di Giava studiato da SIEDLECKI ('08); per *Pseudophryne australis* (cfr. KEIBEL '02 p. 67) e per *Hemisus marmoratus* della Gambia, di cui BLES ('08) ha studiato lo sviluppo su materiale raccolto da BUDGETT, illustrandolo, più che con la descrizione, con numerose figure, di cui quelle riprodotte nella tav. 24 debbono essere considerate per il nostro argomento come le più accurate fino ad ora pubblicate. Queste figure appunto ci dimostrano che anche questi anuri macrolecitici si comportano sostanzialmente in modo identico agli altri Faneroglossi.

Quanto allo sviluppo della regione branchiomerica degli *Aglossa*, le notizie sono molto più abbondanti e precise di quanto non si potrebbe supporre in confronto con quanto abbiamo visto con gli Anuri nostrani e considerando la lontananza della loro distribuzione geografica. L'importanza morfologica attribuita a tali larve ha invece fatto sì che ciò nonostante abbiamo, specialmente per *Xenopus* una notevole serie di lavori in cui più o meno incidentalmente è studiata anche la regione peribranchiale a causa del suo comportamento profondamente diverso da quello degli altri anuri ed abbiamo anche numerose buone figure di forma esterna e di particolari anatomici. Ricorderò per *Xenopus* la prima notizia della curiosa larva data da Gray (**'64**); la classica memoria di Parker (**'76**) dove sono oltre le prime figure della larva, numerose dissezioni del condrocranio (tanto diverso da quello dei Faneroglossi), dalla forma larvale all'adulto; la nota di Boulenger (**'81**) che si occupa prevalentemente proprio della morfologia dell'opercolo delle larve di Anuri, le brevissime comunicazioni di Leslie (**'90**) e di Schauinsland (**'91**), l'articolo di Beddard (**'94**) che aggiunge numerose notizie anatomiche sulla regione che ci interessa; l'ampia memoria di Bles (**'05**) che è accompagnata da numerose splendide figure che sono senza paragone quanto c'è di meglio nella riproduzione degli stadii larvali di Anuri, ma che non fanno che maggiormente desiderare le figure degli stadii di formazione dell'apparato opercolare che mancano invece completamente, ed infine un recente lavoro di Tornier (**'10**) che si occupa anche delle metamorfosi del cranio dalla larva all'adulto, con lo stesso indirizzo di morfologia causale che è seguito nel presente mio lavoro.

Molto meno abbondanti sono le notizie e le figure dell'embrione di *Pipa*, che pure sarebbe per noi non meno interessante per i rapporti fra la plica opercolare e l'arto, e per la grande quantità di vitello che la ravvicina fortemente agli embrioni di teleostei, come ha notato Parker (**'76** p. 648-9) che si può dire sia stato il solo a studiarlo anatomicamente con una certa accuratezza ed a darne figura (tav. 60, fig. 1).

Per il terzo genere di Aglosso, l'*Hymenochirus*, da poco scoperto nell'Africa occidentale, per ora la larva non è ancora nota; e solo di recente Ridewood (**'99**) ne ha esaminata l'anatomia dell'apparato ioideo dell'adulto. Dati gli stretti rapporti con *Xenopus* e con *Pipa* gli stadii di sviluppo ne saranno certamente interessanti.

Dei dati dello sviluppo di questi Anuri terremo naturalmente conto in seguito come termine di paragone nell'analisi morfologica dei fattori della morfogenesi della forma che esaminiamo.

Da questa rivista sintetica, risultano diverse cose. Primo che allo stato attuale noi non possiamo dire per nulla di avere una conoscenza sufficiente nemmeno dell' evoluzione della forma esterna di questa regione sia pure dal solo punto vista iconografico. Infatti, come abbiamo visto, SWAMMERDAM nel 1738 ha data una sola figura tutt'altro che accurata (tav. 48 fig. 12); RUSCONI (**'26**) ne ha dato due (tav. 3 fig. 23 e 24), belle ma troppo piccole perchè possano esserne visibili i particolari; ECKER (**'51**) cinque (tav. 23 fig. 25-29), abbastanza accurate ma anch' esse del tutto insufficienti per comprendere l'andamento dei fenomeni mancando proprio gli stadii più interessanti; REMAK (**'55**) otto (tav. 10 fig. 10, 11_a, 12_a, 12_b, 13_a, 13_b, 14_a, 18_a), piccole, mediocri e prevalentemete viste dal dorso; WHITNEY (**'67**) quattro (tav. 3 fig. 1, 2, 4, 6), poco accurate ed inferiori alle precedenti simili; GÖTTE (**'75**) due laterali e due ventrali (tav. 3 fig. 48, 49, 53), che si riferiscono anche a stadii precoci. ma che, oltre ad essere troppo poco numerose sono anche forse poco esatte, almeno secondo HERON ROYER (**'87**). Un certo numero di figure tutt'altro che buone è stato dato appunto da HÉRON-ROYER per il *Pelodytes punctatus* (**'79** tav. 11 fig. 16, 17, 18), per il *Discoglossus pictus* (**'85** tav. 14 fig. 12) per *Rana fusca* (**'86** tav. 21 fig. 8 e 9), per il *Bombinator igneus* (**'87** tav. 11 fig. 4, 5, 7 e tav. 12 fig. 20, 11, 11 bis), ma in generale riproducono tutte stadii avanzati. specialmente della chiusura della cavità peribranchiale. Qualche altra figura abbastanza buone ha dato anche BLES (**'08**) per *Paludicola*.

A queste ora ricordate bisognerebbe ancora aggiungerne altre date per caso da qualche altro, ma in tali casi le figure sogliono essere addirittura pessime, come p. es. lo sono quelle date da THIELE (**'87** tav. 10 fig. 1 c-g, 2 e-g, 3 e-g, 4 b, 6 d-f), da C. B. WILSON (**'97** tav. 10 fig. 7. 8) e da qualche altro.

Per gli Anuri quasi meroblastici, sono buone solo le poche figure date da BUDGETT (**'99**) e BLES (**'08**) ed una originale di KEIBEL (**'02** p. 73 fig. 24); per gli Aglossa non abbiamo che qualche bella figura isolata di BEDDARD (**'94**) e BLES (**'05**).

Come si vede, ciò che manca specialmente è una serie accurata e completa di figure di forme esterne per una sola specie, procedendo sistematicamente dal primo inizio di riconoscibilità della regione branchiomerica fino alla chiusura della cavità peribranchiale. Da KEIBEL (**02** p. 69) apprendiamo che W. MÜLLER stava preparando l'iconografia completa dello sviluppo della Rana da pubblicarsi nella collezione delle « Normentafeln », ma, non essendo stato più pubblicato tale lavoro, non ci restano di esso che le poche figure riportate in anticipazione dallo stesso KEIBEL. Data la grande difficoltà di riproduzione fotografica di particolari della forma dei girini in quest'epoca, queste figure non si possono considerare tecnicamente cattive, ma, dal punto di vista morfologico non mettono per niente in evidenza i fenomeni più importanti.

Non si può fare a meno di giungere poi anche alla curiosa constatazione che, sotto questo aspetto, per gli Anfibi esistono figure molto migliori per le forme degli embrioni degli Apodi di Ceylon e delle Seychelles, dello *Xenopus* dell'Africa tropicale e della *Phyllomedusa* e dell'*Hemisus* del Paraguay che per le forme dello sviluppo della Rana *esculenta* e del Bufo *vulgaris*!

Passando poi dalla evoluzione della forma esterna alle modificazioni dei rapporti fra i diversi organi che ne costituiscono la causa e l'essenza, la iconografia è ancora più povera. Dal punto di vista plastico non abbiamo infatti che qualche figura di REMACK (**55** tav. 10 fig, 11,,, 12, 14,, 15, 16, 18,) nelle quali non è possibile di riconoscere nulla di ciò che ci interessa; alcuni disegni di PARKER (**'71** tav. 3 fig 3; tav. 4 fig. 1, 7; tav. 5 fig. 1) [1]), che riproducono, non sempre molto fedelmente, delle dissezioni riguardanti lo sviluppo del mesoderma verso l'epoca della individualizzazione dei branchiomeri, mentre altre (**'71** tav. 3 fig. 7,9; tav. 4 fig. 11, 12) rappresentano l'aspetto del pavimento della cavità orale, nonchè (**'71** tav. 3 fig. 4, 12; tav. 4 fig. 8) l'aspetto di spaccati sagittali.

Anche GÖTTE dà qualche disegno di dissezioni (**'75** tav. 18 fig. 324-334), ma è probabile che egli ne abbia esaminate un buon numero, benchè ne riproduca solo poche.

Per argomenti speciali, ed ottenute col metodo delle ricostruzioni, che può giungere ad essere più delicato, ma che è sempre molto più infido e faticoso, sono da ricordare le figure di SPEMANN

---

[1]) Le figure date da PARKER (**'76**) per *Bufo*, *Xenopus* e *Pipa* riguardano gli stadii dalla larva adulta alla forma definitiva.

('98) per lo sviluppo della tuba, ed anche quelle di Gaupp ('92 e 94) per lo sviluppo del condrocranio e delle cartilagini branchiali, benchè quest'ultimo autore cominci il suo studio quasi dalla forma larvale definitiva.

Tagli, sempre ben poco istruttivi se non per argomenti speciali, a meno di riprodurne varie serie complete, ne hanno figurati, molti Götte, alcuni Jordan, appartenenti ad un solo stadio, ed uno solamente Naue, oltre qualche altro riprodotto per ragioni diverse in lavori dedicati a problemi differenti.

Tecnica adoperata

La tecnica seguita per questo lavoro merita qualche parola, specialmente perchè essa si discosta da quella di solito seguita nei lavori embriologici, per il fatto dell'importanza molto maggiore del solito che ho creduto debba essere attribuita allo studio degli embrioni in toto e delle loro dissezioni in confronto a quello delle sezioni seriali. Ciò del resto non è che la naturale conseguenza dell'indirizzo generale del lavoro nel quale sono specialmente analizzati i rapporti esistenti fra le diverse parti, ed i mutamenti di tali rapporti alle diverse epoche. Infatti mediante un preparato plastico è possibile avere conoscenza molto più rapida e precisa dei veri rapporti esistenti che non con una serie microtomica, nella quale sono evidenti e precisi solo i rapporti esistenti in un piano, ed invece difficilmente analizzabili i rapporti esistenti in direzione perpendicolare od obliqua a tale piano.

Quanto al metodo delle ricostruzioni alla Born, che anche io ho praticato accuratamente secondo tutte le indicazioni di Peter ('06 p. 95-107), mi sono perfettamente persuaso che esso, preziosissimo quando si tratti di materiale raro o per strutture delicate, minute ed in generale non aggredibili con la dissezione diretta, è invece molto inferiore a quest'ultimo metodo quando si può disporre, come nel nostro caso, di un materiale abbondantissimo. Per quanto possano essere ridotti da una accuratezza estrema in tutte le fasi della manipolazione, gli errori del metodo delle ricostruzioni raggiungono sempre limiti tali che l'arbitrio del ricostruttore può influire grandemente sul risultato finale che non può in ogni modo non essere grossolano (cfr. anche Ridewood '96 p. 92-3). Del resto più che altro si tratta di moda, poichè si è giunti a ricostruire perfino delle forme esterne di embrioni, visibili chiaramente al

binoculare nè è varo che le difficoltà di una accurata dissezione siano maggiori, (allorchè si è acquistata una certa abilità personale), di quelle che offre l' accurata confezione di un modello con lamine di cera. Ciò senza contare che anche una dissezione imperfetta lascerà sempre vedere qualche particolare interessante di rapporti sempre *veri*, mentre una mediocre ricostruzione è assolutamente inutile.

Una buona dissezione deve essere già possibile con una semplice lente, come ce lo provano le interessanti figure degli embriologi precedenti all'ultimo trentennio, che sono spesso le sole che possediamo per molti argomenti, perchè anteriori alla moda microtomistica posteriore. Attualmente però il microscopio binoculare Braus Drüner permette di praticare tali dissezioni con una facilità incomparabilmente maggiore di quanto allora non fosse possibile, richiedendo quindi abilità personale molto minore per raggiungere gli stessi risultati e permettendo con eguale cura di raggiungerne di molto più delicati [1]).

Per il nostro argomento potrà non riuscire inutile a chi volesse ripetere le mie osservazioni qualche indicazione che la lunga pratica mi ha consigliata.

Ho adoperato per questo studio i girini di *Bufo vulgaris*, appunto perchè in quest'epoca dello sviluppo essi sono quelli di dimensioni maggiori fra i diversi anuri nostrani, fissati in Zenker e, dopo lavati ed iodati, conservati in alcool a 70°. In questo modo i diversi tessuti, anche ad epoche precoci sono bene riconoscibili l'uno dall'altro e presentano anche consistenza diversa, ciò che facilita notevolmente le dissezioni.

Gli stadii più precoci (fino a che non si inizia il notevole assorbimento di acqua da parte di tutti i tessuti, cioè fino allo sviluppo delle appendici branchiali), sono quelli per cui più difficile è la dissezione, mentre invece sono proprio i più interessanti ad analizzare perchè proprio essi mostrano i mutamenti di rapporti di importanza maggiore. Ciò dipende specialmente dall'enorme friabilità che acquista il vitello che infarcisce tutte le cellule spe-

---

[1]) Per i grandi vantaggi che offre il metodo delle dissezioni anche per altri argomenti embriologici, cfr. p. es. anche Prentiss '10 che ha così studiato lo sviluppo dei gangli dell'ipoglosso nel porco, e specialmente Grieb '10 che ha potuto così seguire per la prima volta accuratamente tutto lo sviluppo delle forme del sistema nervoso centrale della *Lacerta*.

cialmente dell'intestino medio, con il trattamento ora indicato, ed a causa di tale friabilità una dissezione quasi completata può essere all'ultimo momento mandata completamente in frantumi. A ciò si aggiunge anche il fatto che l'ectoderma, specialmente nella regione degli organi adesivi, ha una resistenza meccanica molto maggiore del mesoderma sottoposto, onde è molto difficile asportare quello senza ledere questo.

Però con un poco di pratica, e dopo molto insuccessi, è possibile giungere ad ottenere anche per questi stadii degli ottimi preparati procedendo nel modo che segue. Si infigge nella bozza addominale una sottile lancetta, di quelle usate per operazioni di cateratta, abbastanza profondamente in modo che possa reggere il girino, ma non troppo, per evitare che lo spacchi. Questo sarà il sostegno del girino, tenuto sollevato dal fondo della vaschetta riempita di alcool, perchè operando direttamente sul fondo, inevitabilmente si provocherebbe nelle manipolazioni il frantumamento del girino, mentre nel modo ora esposto il girino è sostenuto in modo molto più soffice ed è più comodamente orientabile nel modo che si desidera. La asportazione dell'ectoderma è opportuno cominciarla dalla regione dorsale laterale, corrispondente ai primi miotomi e proseguirla, verso la regione cefalica sollevando l'ectoderma dal mesoderma conficcando a piatto sotto di quello una sottilissima lancetta da cataratta, ed asportandone progressivamente i frammenti che si sollevano. Questa operazione non è punto difficile a compiersi sotto il microscopio Braus-Drüner, con un ingrandimento di circa 24 diametri (coppia a_2 di Zeiss ed oculari 2), e solo è necessaria una accuratezza molto grande per la dimostrazione delle prime strisce nervose del VII, IX e X che, come si vede dalle sezioni trasversali, sono straordinariamente prossime all'ectoderma.

Per gli stadii successivi si deve ricordare la notevole difficoltà che si incontra nel separare l'ectoderma dall'estremità delle tasche entodermiche branchiali nei momenti che precedono la perforazione delle fessure branchiali, ed anche la difficoltà che s'incontra nell'asportazione della parte dell' ectoderma corrispondente alla parte più ventrale delle fessure branchiali prossima al pericardio, negli stadii di iniziale differenzazione della cavità peribranchiale.

Quando la differenzazione istologica nelle diverse parti del mesoderma comincia ad esplicarsi anche con le diverse proprietà fisiche dei tessuti, non è difficile analizzare il comportamento delle diverse

parti, specialmente dei muscoli e dei nervi, isolandoli dal mesenchima che li involge. Ciò si ottiene spennellando molto delicatamente il mesoderma messo allo scoperto con uno di quei finissimi fili di vetro di cui Spemann ('06) ha dato il modo di fabbricazione e che tanto utili riescono nella morfologia sperimentale. Con questi sottilissimi aghi, che io ho pensato di sostituire in queste delicate manipolazioni anatomiche agli aghi da dissezione usuali che sono sempre in confronto enormemente più grossolani, è possibile anche giungere ad isolare l'endoderma con le sue tasche branchiali, dal mesoderma che lo circonda, dai primi stadii fino a che i tessuti mesodermici non acquistano una consistenza meccanica notevole, così come è stato fatto per i preparati disegnati nelle figure della tavola 15.

Con questo metodo però non è possibile analizzare rapporti complessi di parti molto piccole e delicate, come è p. es. il caso della tuba nelle epoche avanzate dello sviluppo larvale, che possono invece essere seguite bene con il metodo delle ricostruzioni, come è stato fatto in modo molto accurato da Spemann ('98). Così pure solo col metodo delle sezioni possono essere studiati i rapporti delicati esistenti fra mesoderma ed ectoderma, fra parte dorsale e ventrale del mesoderma cefalico, fra nervi e branchiomeri e così via, come pure solo con questo metodo si possono seguire le differenziazioni istologiche che, come vedremo, sono fondamentalmente la causa vera di tutti i fenomeni morfogenetici.

Descrizione dello sviluppo normale

1. Dal primo inizio della regione branchiomerica all'origine delle appendici branchiali

Il primo inizio di riconoscibilità della regione che finirà per costituire la cavità peribranchiale risale ad uno stadio molto più precoce di quanto potrebbe sembrare a prima vista. Per comprenderne infatti tutta l'ulteriore evoluzione, è necessario prendere le mosse dallo stadio disegnato nella Fig. 1 nella quale il girino ha appena modificata la sua forma primitiva di ellissoide poco allungato, presentando un aumento leggero delle dimensioni longitudinali ed un sensibile cambiamento del suo profilo per l'individualizzazione di una regione cefalica. Questa regione comprende quasi un terzo dell'intera lunghezza del corpo ed è limitata cau-

dalmente da una specie di avvallamento, nettamente riconoscibile dall'esterno che chiameremo solco branchio-addominale, al livello del quale lo spessore trasversale del corpo è minimo [1]). Questo avvallamento, molto importante per l'ulteriore storia della regione, è limitato quindi caudalmente dalla bozza addominale quasi immutata rispetto allo stadio antecedente e rostralmente dalla sporgenza meno estesa ma più pronunciata della regione branchiomerica che ora esamineremo. Ciò però vale solo per la parte centrale del solco, cioè per la sua regione più laterale, perchè verso l'estremità dorsale e verso quella ventrale, non ha limiti definiti perchè le due bozze che lo limitano degradano ambedue verso la regione corrispondente alla parte laterale del sistema nervoso centrale e verso la regione mediana ventrale. È però da notare che mentre la bozza addominale è dovuta alla massa compatta del materiale nutritivo ancora esistente, la bozza cefalica invece deve le sue notevoli dimensioni trasversali all'ampiezza della camera faringea che ha pareti relativamente sottili (cfr. Fig. 54). Si comprende quindi come le dimensioni assolute della bozza branchiale possano essere abbastanza fortemente variabili.

Oltre questo dall'esterno non è possibile distinguere altro, se si prescinde dagli imponenti organi adesivi, di importanza morfologica relativamente molto scarsa; attraverso l'ectoderma uniforme (fortissimamente pigmentato negli embrioni di *Bufo*), non è possibile infatti riconoscere ancora nemmeno la posizione delle capsule olfattive ottiche ed acustiche.

Interessanti notizie possiamo invece aggiungere mediante lo studio delle dissezioni praticate nel modo esposto a p. 135-6 che, per quanto difficili a questo stadio sono per il nostro studio di grande aiuto.

La Fig. 16 rappresenta l'aspetto laterale di un girino di uno stadio di poco anteriore al quale è stato asportato l'ectoderma. In tale preparato si segue perfettamente il comportamento del mesoderma cefalico nei suoi diversi rapporti con gli altri organi coesistenti, con una evidenza ed una sicurezza quali non possono essere date dal metodo delle sezioni e delle ricostruzioni.

[1]) Questo avvallamento, molto evidente negli stadii più avanzati, ivi appunto è stato notato specialmente da Von Baer ('**28** p. 226), Withney ('**67** p. 45), Götte ('**75** p. 221 e 676), Héron-Royer ('**79** p. 235), Naue ('**90** p. 169).

Degno di nota nella regione più rostrale è il fatto che il mesoderma non giunge ancora a circondare l'abbozzo della coppa retinica [1]) e che, nella parte più ventrale raggiunge un livello meno rostrale che ai lati, lasciando così (come si vede bene specialmente nella Fig. 30 che rappresenta l'aspetto ventrale di uno stadio di poco posteriore) un'area ventrale nella quale tra ectoderma ed endoderma non esiste mesoderma, diversamente da quanto avviene per tutto il resto della lunghezza del corpo, per cui nella linea mediana ventrale il mesoderma è sempre rappresentato o come lamine del peritoneo o come lamine del pericardio [2]). Basterà qui accennare, che il fenomeno si riconnette con la morfologia del pericardio e non può essere quindi trattato incidentalmente, ma solo in connessione con tutta la morfologia della regione branchiomerica, come spero di poter fare in un successivo lavoro.

Nella regione più rostrale vi è anche un' altra area priva di mesoderma, ma questa non è che l'area nella quale si formerà in seguito l'apertura orale; nella regione latero-ventrale infine il mesoderma presenta un leggero infossamento come impronta degli organi adesivi, di importanza morfologica assolutamente nulla.

Nella regione più caudale del mesoderma cefalico notiamo per prima cosa come esso non mostri ancora nessuna traccia di metameria [3]) e come esso nella regione più dorsale sia nettamente limitato rispetto al primo miotomo. Anche questi rapporti sarebbero molto interessanti per l'analisi delle relazioni esistenti fra i metameri del capo e del tronco [4]), ma l'esame di queste gravi questioni ci porterebbe troppo lungi dal compito che qui ci siamo prefissi.

Non è però possibile fare a meno di considerare un fenomeno molto interessante che questo metodo delle dissezioni può dimostrare con la massima evidenza. Come si vede chiaramente dalla figura, nella regione dorsolaterale della parte del mesoderma posta subito rostralmente alla regione dei miotomi, si vedono decorrere in direzione e s a t t a m e n t e d o r s o - v e n t r a l e delle specie di nastri di forma irregolare. quasi clavata all'estremità, che dorsalmente sono in relazione con la regione dorsale del sistema nervoso e lateralmente

---

[1]) Cfr. anche Götte **'75** p. 622.

[2]) Cfr. anche p 160 nota 1.

[3]) Cfr. anche Corning **'99** p. 210.

[4]) Cfr. spec. Götte **'75** p. 217, 460, 657, 663-4; Parker **'76** p. 616, 618; Chiarugi **'90**; Sewertzoff **'95** p. 265-270; Elliot **'07**.

sono situati completamente all' esterno del mesoderma, subito al disotto dell'ectoderma [1]. Come abbiamo detto, a quest'epoca, il mesoderma laterale sul quale essi scorrono non mostra all'esterno alcuna traccia di metameria. L' ulteriore destino di queste strisce prova, come ora vedremo, che esse non sono che i nervi branchiomerici, come del resto era già prevedibile conoscendo gl' intimi rapporti fra l'ectoderma e queste prime formazioni nervose, dimostrati dagli studii recenti sull'istogenesi di questi nervi.

Ciò che per l'analisi degli stadii ulteriori che dovremo analizzare, ci interessa di notare, è che in questo stadio il VII, il IX ed il X (riconoscibili per i loro rapporti con la capsula acustica che si va formando e di cui nella figura è segnata l'impronta nel mesoderma) hanno il tipico decorso dorso-ventrale ed anche che il IX ed il X sono fra di loro ancora perfettamente distinti [2].

Durante il periodo che segue immediatamente lo stadio ora esaminato, l'aspetto esterno della regione branchiale del girino si modifica molto più lentamente di quanto non avvenga per i rapporti fra il mesoderma di tale regione e gli organi circostanti.

Mentre infatti l'aspetto esterno della regione è ancora quasi esattamente identico a quello riprodotto nella Fig. 1, mediante l'asportazione dell'ectoderma si riconosce (cfr. Fig. 17) che il mesoderma ha quasi completata l'inclusione dell'occhio che si va formando, anche dalla parte rostrale [3], anzi già si va modellando anche rostralmente ad esso, attorno alla massa ectodermica ancora informe che si va accrescendo verso l'interno come futuro organo olfattivo.

Nella regione branchiale, si notano vari fenomeni importanti fra cui noteremo specialmente la comparsa della tasca entodermica io-mandibolare già precedentemente abbozzata dalla parete entodermica (cfr. Fig. 48), ma che ora, attraversando lo spessore del mesoderma cefalico giunge a mettersi a contatto con l'ectoderma [4].

[1]) Questi rapporti sono visibili anche nella Fig. 54 che riproduce una sezione trasversale di un girino a questo stadio, praticata al livello del IX.

[2]) Evidentemente Corning ('**99** p. 210 ed altrove) deve essere caduto in errore a causa della poca evidenza dei rapporti mediante il metodo delle sezioni, parlando sempre di una massa unica IX-X.—Cfr. anche Brachet '**07** pagina 225-7.

[3]) Cfr. anche Götte '**75** p. 644.

[4]) Cfr. anche Götte '**75** p. 222-3 e Corning '**99** p. 220.

È mutato anche l'aspetto dei nastri, che nello stadio precedente costituivano i nervi branchiomerici. Infatti a quest' epoca, nella regione dove precedentemente si notavano il IX ed il X, cioè nella regione posta subito caudalmente all' impronta otica, ora notiamo invece due rigonfiamenti di forma quasi fusoidi, tozzi, irregolarmente appiattiti, decorrenti sempre in direzione esattamente dorso-ventrale ma di dimensioni maggiori che non nello stadio precedente. Sembra quasi, che il mesoderma, inizialmente uniforme, sia andato aumentando e sviluppandosi specialmente intorno alle formazioni nervose preesistenti metameriche, metamerizzandosi quindi così anch'esso [1]).

Con questo fenomeno i nervi vengono come inglobati e seppelliti nell' interno dalle cellule mesodermiche che si vanno differenziando, in modo che cessano così di essere visibili dall'esterno con la semplice asportazione dell'ectoderma. Ciò infatti si è verificato già in modo anche più completo per il VII, giacchè ora, rostralmente all' impronta otica quasi non si vede più la striscia nervosa dorsoventrale che prima si vedeva, ma solo una massa di mesoderma. Nelle disserzioni il decorso dei nervi non sarà più visibile a causa di tale inglobamento mesodermico, fino a che la differenziazione istologica progrediente non abbia fatto acquistare loro maggiore consistenza dei tessuti circostanti [2]); ma lo studio delle sezioni seriali e del comportamento dei branchiomeri in toto permettono sempre di seguire con sicurezza l'evoluzione ulteriore di ogni singolo tratto della regione branchiale.

---

[1]) Mi sembra proprio sicuro che queste formazioni siano da identificare con ciò che Götte (**'75** spec. p. 203-8, 222-4) indica come « segmenti esterni » dai quali fa derivare i nervi ed i muscoli branchiomerici, e che egli disegna nelle sue figure solo in sezione (cfr. spec. tav. 7 fig. 122), ma non nel loro aspetto plastico. Cfr. anche Chiarugi (**'90** p. 23-4) e Sewertzoff (**'95** p. 265-7) che ha insistito sulla loro origine ectodermica, ma specialmente Corning (**'99** p. 173-180, 188, 208 e ss. e fig. 13-15, 9-11, 16-18, 19-21, 25, 26) che ha dimostrato chiaramente come queste formazioni prendono origine subito all'esterno della piastra midollare dallo strato interno dell' ectoderma e si prolungano in seguito ventralmente, trasformandosi infine solo nei nervi branchiomerici e nei relativi gangli, senza dare origine a mesoderma come voleva la Platt. Più recentemente anche Brachet (**'07**) ha completamente confermati questi risultati.

[2]) Per la difficoltà del riconoscimento dei tronchi nervosi in questi stadii anche col metodo delle sezioni, cfr. Corning **'99** p. 221 e Brachet **'07** p. 217-8 e 241-5.

La Fig. 18 corrisponde ad un girino con un aspetto esterno intermedio fra la Fig. 1 e la Fig. 2 ed è notevole, oltre che per lo sviluppo ulteriore del mesoderma cefalico nella regione più rostrale, specialmente per l'individualizzazione molto più netta del branchiomero mandibolare (di cui cominciano ad essere visibili i due prolungamenti che limitano la bocca che comincia ad abbozzarsi) e del branchiomero ioidio, ormai perfettamente riconoscibile fino alla regione ventrale per il netto solco che lo limita caudalmente, per la tasca entodermica che giunge quasi già fino all'ectoderma. Anche la regione branchiale più caudale è progredita, e sono specialmente da notare per essa: I. La nettezza maggiore del suo limite caudale (corrispondente al solco branchio-addominale esterno). II. La sua individualizzazione notevole nella regione ventrale rispetto al territorio dove si differenzia il pericardio ed il cuore. III. L'aumento delle sue dimensioni assolute, a causa del quale i due ammassi mesodermici formatisi attorno al IX ed al X sono alquanto allontanati fra di loro, mentre nello stadio antecedente erano invece giunti ad immediato contatto.

A questo stadio, l'aspetto ventrale del mesoderma cefalico è ancora, come per lo stadio precedente, rappresentato dalla Fig. 30 che dimostra con la massima evidenza come i due branchiomeri mandibolari non giungano a riunirsi sulla linea mediana, ma siano invece separati l'uno dall'altro ventralmente da un'area completamente priva di mesoderma, dove quindi l'ectoderma è a diretto contatto con l'entoderma. Subito caudalmente invece il mesoderma si continua da un lato all'altro ad un livello corrispondente al branchiomero ioideo, branchiomero che, come abbiamo detto, si va differenziando nella regione laterale, ma non ancora è individualizzabile perfettamente nella regione ventrale A questa regione caudalmente segue quella dove si differenzierà il cuore ed il pericardio di cui solo nelle sezioni (cfr. Fig. 55) cominciano a vedersi i primi accenni [1]. Visto il girino in questa direzione risulta in modo molto evidente anche la convessità notevole della superficie laterale della regione cefalica che abbiamo già notata precedentemente e che abbiamo visto essere dovuta alle notevoli dimensioni della camera faringea

Molto notevoli sono i progressi morfologici che troviamo realizzati nello stadio successivo, sotto molti punti di vista.

---

[1]) Cfr. anche GÖTTE '75 p. 221-2.

Per ciò che riguarda la forma esterna laterale del girino (Fig. 2) sono da notare, oltre che la riconoscibilità esterna della narice e della regione che ricopre la coppa retinica, le importanti modificazioni avvenute nella regione branchiale. Non abbiamo infatti più a che fare con una superficie uniformemente tondeggiante, fino al solco branchio-addominale, ma invece con una bozza relativamente meno estesa, ma meglio individualizzata e più sporgente, sulla quale cominciano a comparire anche i primi segni di una branchiomeria visibili anche dall'esterno. Caratteri di questa regione, importanti per l'interpretazione dei fenomeni ulteriori, sono:

I. La inclinazione latero-ventrale della sua parte ventrale, fatto che prelude alla direzione prevalentemente trasversale degli archi branchiali definitivi che si svilupperanno appunto da tale regione più ventrale.

II. Il fatto che la sporgenza massima della bozza branchiale corrisponde al livello del primo branchiomero postioideo che comincia ad individualizzarsi, in modo che la regione donde si svilupperanno gli archi branchiali più caudali viene ad essere rivolta in direzione ventrale-caudale-laterale (cfr. Fig. 42). Questa inclinazione che si accentuerà ancora negli stadii successivi ed avrà non poca importanza nel processo di formazione della cavità peribranchiale.

È anche da notare che la sporgenza massima del primo branchiomero postioideo corrisponde alla sua estremità dorsale, dove appunto non tarderanno a comparire le prime appendici branchiali.

III. La constatazione che ora per la prima volta comincia ad essere visibile dall'esterno il margine caudale del branchiomero ioideo, specialmento nella parte nella quale esso, sorparpassando i branchiomeri più caudali, si spinge più ventralmente di essi.

IV. Il fatto che il margine ventrale dei branchiomeri postioidei si presenta abbastanza netto individualizzando così ventralmente ad essi un'area ipobranchiale, che forma una continuazione rostrale della regione addominale, ed alla quale profondamente corrisponde il cuore. Quest'area è specialmente evidente nella *Rana*, nella quale gli organi adesivi sono ridotti alle due estremità più rostrali e laterali, mentre invece nel *Bufo*, l'enorme sviluppo che questi organi raggiungono verso quest'epoca anche nella loro estremità caudale mediana, la rende meno evidente dall'esterno. A proposito degli organi adesivi, che per la costante riconoscibilità durante tutto il periodo che esaminiamo possono servirci come

punto di riferimento per l'analisi dello sviluppo relativo delle singole parti, è interessante notare che in questo stadio di iniziale riconoscibilità dei branchiomeri in cui essi presentano ancora i loro rapporti tipici, il limite caudale mediano di questi organi adesivi, corrisponde esattamente al branchiomero ioideo.

Anche il comportamento del limite caudale della regione branchiale deve essere considerato, poichè ormai esso si presenta molto più netto di prima, sia per una maggiore sporgenza delle parti che immediatamente limitano il solco branchio-addominale, sia forse anche per una diminuzione assoluta delle dimensioni trasversali nella regione di tale solco, ormai abbastanza profondo. Si deve anche notare che l'aumento delle dimensioni trasversali in direzione caudale è ora notevolmente rapida, ed anzi nella regione più dorsale del solco branchio-addominale, ciò è molto evidente per il sensibile rigonfiamento della regione del pronefros, perfettamente riconoscibile dall'esterno, che contrasta con l'aumento di dimensioni in direzione rostrale che a tale livello è un poco minore che non più ventralmente. Verso la regione dorsale il solco branchio-addominale si sperde per così dire, in un avvallamento ampio a limiti poco netti specialmente in direzione caudale, mentre rostralmente sale con lento pendìo sulla regione otica che si continua in modo insensibile con la parte più dorsale dei branchiomeri postioidei (cfr. anche Fig. 42).

L'esame del comportamento del mesoderma cefalico pure ci dimostra cambiamenti sensibili (cfr. Fig. 19). In primo luogo ciò che è evidente è che l'enorme sporgenza che gli organi adesivi formano nella regione rostrale ventrale implica in modo quasi assolutamente esclusivo il solo ectoderma, poichè nell'interno di tali organi, (costituiti dalla lamina esterna dell'ectoderma straordinariamente ispessita) non esistono che solo ampie lacune nelle quali non si ritrova che qualche cellula di mesenchima (cfr. Fig. 54 e 55).

Due sono invece i fenomeni più interessanti che si desumono dall'esame di queste dissezioni: l'aumento assoluto e relativo delle dimensioni dei primi due branchiomeri e la perfetta individualizzazione di tutti, ancora poco chiara dall'esterno, ma qui evidente specialmente per il fatto che oltre alla tasca entodermica io-mandibolare, anche le altre tasche entodermiche più caudali ormai fortemente accentuate dalla superficie laterale dell'entoderma (cfr. Fig. 49) hanno raggiunta la superficie esterna del mesoderma cefalico e sono quindi visibili con la semplice asportazione dell'ecto-

derma [1]). In questo modo la branchiomerizzazione del mesoderma ha fatto un ulteriore notevole progresso.

Quasi così evidenti come dall'esterno a mesoderma asportato sono le tasche entodermiche dall'interno della cavità faringea, come si può vedere dalla Fig. 37 la quale rappresenta questa cavità vista dalla direzione morfologicamente dorsale, cioè dalla parte dorso-rostrale dove essa è in relazione col sistema nervoso centrale, a causa della curvatura cefalica di questo nell'epoca in esame. Ciò che è specialmente notevole, in relazione agli stadii successivi è la direzione ancora quasi esattamente trasversale dei branchiomeri più caudali che solo per il branchiomero ioideo e specialmente per quello mandibolare si modifica per la notevole inclinazione anche rostrale di questi ultimi. Importante è anche il fatto che i primi branchiomeri postioidei non distano dalla linea mediana molto di più dei branchiomeri più caudali, ed anche l'altro che la distanza tra il limite rostrale dei branchiomeri postioidei (posto poco caudalmente alla evidente fossetta tiroidea) [2]) e la bocca, è inferiore alla distanza che separa tale punto dall'adito faringeo.

L'asportazione dell'ectoderma rende anche più visibile la nettezza del solco branchio-addominale e l' individualizzazione della regione pericardica. Per quest'ultima dalle Fig. 55 e Fig. 49, è anche visibile come l'aumento volumetrico di questa regione, che si inizia appunto in questo stadio, contribuisce a spingere dorsalmente la parte ventrale della regione branchiomerica più caudale favorendo così l'appiattimento dorso-ventrale della cavità faringea che in seguito sempre più si accentua per la cooperazione di anche altri fattori. Dalla Fig. 19 sono anche evidenti i rapporti ancora perfettamente tipici esistenti fra i branchiomeri e la capsula otica oramai incastrata nel mesoderma cefalico dorsale. Ciò che invece

---

[1]) cfr. GÖTTE **'75** p. 223-5 per la parte descrittiva e p. 724 per i rapporti (di natura secondaria secondo l'a.) fra la metameria primaria della regione laterale del capo e le tasche entodermiche branchiali. Per le discussioni sulla meccanica del loro sviluppo cfr. il capitolo relativo nell'analisi dei fattori della morfogenesi.

[2]) Dalla Fig. 37 e specialmente dalle Fig. 48, 49 e 50 si riconosce chiaramente che l'infundibolo tiroideo corrisponde esattamente a quel punto della linea mediana ventrale della parete faringea che si trova alla riunione delle due docce che prolungano ventralmente le tasche entodermiche io-mandibolari, esattamente innanzi all'estremo rostrale del mesoderma sulla linea mediana ventrale. Spero di ritornare in seguito sull'importanza di questo rapporto per la morfologia della tiroide.

il girino ricoperto dall'ectoderma mostrava più evidentemente che non il solo mesoderma è il limite caudale del branchiomero ioideo, ciò che prelude all'accrescimento quasi esclusivamente ectodermico della regione ventrale del branchiomero ioideo in direzione caudale.

Mentre questi fenomeni si verificano per la morfogenesi della regione cefalica, anche tutto il resto dell'organismo del girino subisce gravi cambiamenti di natura generale.

Questo stadio infatti presso a poco è quello in cui gli embriomi di Anuri, fluidificata completamente la capsula di albume che li aveva finora circondati vengono a trovarsi ad immediato contatto con l'ambiente esterno. In questo stadio si verifica il mutamento della forma della regione del tronco del girino, da ellissoidale che era, in appiattita ai due lati, dal solco branchio-addominale fino al livello dell'ano, forma appiattita che esso conserverà fino al momento del rapido e grandioso assorbimento di acqua da parte di tutti i tessuti che si verifica, come vedremo, ad uno stadio non molto lontano. Verso quest'epoca pure avviene il rapidissimo e grande accrescimento in lunghezza del tubercolo codale, che modifica profondamente l'aspetto generale dell'embrione degli Anuri. Questo è infine lo stadio che a causa della quasi completa assenza di movimenti muscolari meglio si presta per le esperienze di innesto, e che per la facile e sicura riconoscibilità delle varie parti della regione branchiomerica dall'esterno è stato quasi sempre preferito da me per le esperienze di analisi dei fattori della morfogenesi posteriore della regione, mediante asportazioni parziali.

2. Dall' origine delle appendici branchiali al primo inizio della chiusura della cavità peribranchiale.

La sporgenza della regione branchiomerica, che anche nello stadio precedente era accentuata specialmente al livello della regione dorsale del primo branchiomero postioideo, assume nello stadio seguente (cfr. spec. Fig. 3) caratteri speciali per l'origine delle appendici branchiali, che appunto in questa regione inizialmente compaiono. È però da notare che la sporgenza ulteriore è l'effetto di due fenomeni morfogenetici completamente distinti. Infatti la prominenza della regione branchiomerica prima era esclusivamente la

conseguenza dello sviluppo relativo dei diversi organi della regione, per cui le pareti laterali dell'intestino, relativamente sottili, venivano spinte verso l' esterno. Ora invece a questo progressivo accrescimento delle dimensioni trasversali della cavità faringea si aggiunge l' altro fenomeno dell' enorme aumento di turgore di quella parte del mesoderma che si trova nella regione laterale dei branchiomeri postioidei e specialmente nella parte dorsale di questi [1]). Da tale fenomeno appunto hanno origine le appendici branchiali, come è facile constatare mediante dissezioni della regione fatte all' inizio di questo periodo, giacchè esse dimostrano come il mesoderma di tali branchiomeri, prima compatto ed asciutto si vada progressivamente rigonfiando specialmente nella regione dorsale, divenendo molto più lasso e lacunoso e sospingendo all'esterno in digitazioni sempre più pronunziate l'ectoderma che le ricopre.

Questo epitelio fa l'impressione come se si comportasse in modo assolutamente passivo, nel senso cioè che esso non si allunghi per uno sviluppo proprio, ma solo venga disteso dal mesoderma sottostante [2]). Ha importanza per questo argomento e per il fenomeno della differenziazione della regione cutanea endocavitaria, il fatto, facilmente controllabile mediante le sezioni, che l'epitelio che ricopre le appendici branchiali è nettamente più sottile di quello che ricopre le regioni cutanee circostanti più dorsali (cfr. Fig. 58).

È del resto opportuno notare che tutto induce a credere che nemmeno l'accrescimento volumetrico del mesoderma sia un fenomeno dovuto ad iperplasia, ma solo ad un rapido aumento di volume degli elementi preesistenti, quasi si potrebbe dire come per un « edema fisiologico specifico ». Questo fenomeno del resto avremo occasione di richiamare ancora parecchie altre volte nell'esame dei fenomeni morfogenetici in questo e negli stadii immediatamente successivi, perchè esso ne costituisce una delle più importanti caratteristiche.

Questa interpretazione, per la quale il comportamento del mesoderma viene ad assumere la principale importanza nel determinismo dello sviluppo delle appendici branchiali, ha valore, oltre

---

[1]) Cfr. anche Villy **'90** tav. 34 fig. 6, riportata anche p. es. da Gaupp **'04** p. 11 fig. 4; e Spemann **'98** tav. 28 fig. 5, dove la notevole sporgenza laterale è data appunto dalle appendici branchiali iniziali sul primo branchiomero postioideo e non ha a che fare con la formazione opercolare come potrebbe sembrare a prima vista da queste sezioni frontali abbastanza ventrali.

[2]) Cfr. anche Remack **55** p. 155.

che dal punto di vista morfogenetico, anche da quello morfologico nel senso classico.

Da molti infatti si è insistito (cfr. p. es. GEGENBAUR ('**01**, 2 Bd. p. 239-241) sulla non omologia delle appendici branchiali dei Pesci e degli Anfibii per la origine entodermica delle prime ed ectodermica delle seconde, e certamente con buone ragioni, non ostante che siano però verosimili anche le due opposte interpretazioni che sostengono l'omologia di tutte queste formazioni. Ciò, come è noto, si è tentato cercando di dimostrare o la natura ectodermica delle appendici branchiali dei Pesci (GÖTTE '**75** e '**01**) o la natura entodermica delle appendici branchiali degli Anfibii dovuta alla precoce sostituzione dell' epitelio dell'estremità delle tasche entodermiche a quello ectodermico del sottile margine esterno dei branchiomeri (GREIL '**06**).

La poca importanza di queste discussioni è dimostrata dal fatto che l'epitelio delle appendici branchiali non rappresenta mai una vera differenziazione sui generis, mentre invece tale è il mesoderma nel quale secondariamente si sviluppano le anse vascolari respiratorie [1]) e, quando esistono, i raggi branchiali di sostegno.

A prima vista in questo stadio (Fig. 3) sembra che la regione branchiale sia notevolmente ridotta di dimensioni rispetto allo stadio antecedente, poichè mentre prima si notava un'ampia bozza che occupava quasi completamente la regione laterale cefalica, ora invece la zona occupata dai branchiomeri non è che una piccola frazione di questa. Tale riduzione però non è che un semplice effetto di illusione, perchè da una parte si deve considerare che una buona parte della bozza iniziale corrispondeva ai branchiomeri mandibolare ed ioideo che in questo stadio si vanno differenziando in un modo completamente diverso dagli altri branchiomeri, e dall' altra parte tale illusione è dovuta al fatto che noi siamo indotti a considerare più che le dimensioni assolute

[1]) DOHRN ('**84** p. 141) che è stato il primo a pensare ad una prevalente importanza del mesoderma nella formazione delle appendici branchiali, ha avuto il torto di considerare come primitivo il fenomeno della formazione delle anse vascolari che non è invece che una delle manifestazioni relativamente tardive di questa differenziazione del mesoderma branchiomerico. Ciò ha permesso a GÖTTE ('**01** p 567) di considerare confutata tale ipotesi con la dimostrazione della esistenza di appendici branchiali senza anse vascolari e della normale preesistenza di quelle a queste. Su questo argomento cfr. spec. l'ampio lavoro descrittivo e sperimentale di G. ECKMANN comparso nel 47 Bd. del Morphologisches Jahrbuch durante la stampa del presente lavoro.

della regione branchiomerica postioidea, le dimensioni relative di tale area rispetto a tutta l'estremità cefalica.

Ora, come si vede specialmente dalle figure di preparati nei quali è stato asportato l' ectoderma (Fig. 20 e Fig. 31) ed in cui quindi si possono perfettamente riconoscere i singoli branchiomeri, gli archi mandibolare ed ioideo hanno continuato a svilupparsi molto di più dei termini più caudali della serie, onde le dimensioni assolute del capo, specialmente nella direzione longitudinale sono non poco accresciute per causa loro. La regione branchiomerica caudale non può quindi che apparire relativamente ridotta, mentre essa si è invece accresciuta (cfr. Fig. 43).

L'aumento delle dimensioni longitudinali del capo risulta in modo evidente dalle Fig. 31 e 43 specialmente quando esse si confrontino con le figure omologhe precedenti (Fig. 30 e 42), perchè subito si nota come l'estremo tozzo e rotondeggiante del capo ha fatto ora luogo ad una forma prominente; è anche facile notare come tale mutamento è dovuto ad un aumento di dimensioni verificatosi specialmente per il branchiomero mandibolare ed anche per quello ioideo, prima appena riconoscibile nel mesoderma ventrale ed ora molto più evidente per la progrediente differenziazione del muscolo subhyoideus. Ciò è anche più facilmente riconoscibile dalla Fig. 50 nella quale, essendo stato asportato anche il mesoderma, evidentemente si riconosce dal comportamento delle tasche entodermiche interposte fra i branchiomeri mesodermici, come i mutamenti avvenuti riguardano quasi esclusivamente i branchiomeri mandibolare ed ioideo e la tasca entodermica interposta che viene anch'essa a subire una notevole inclinazione rostrale che prima non aveva (cfr. Fig. 49).

Quanto ai particolari anatomici dei diversi punti della regione, è da notare che dalla Fig. 20 si ha l' impressione che l' arco mandibolare vada sensibilmente cambiando la propria direzione, da dorso-ventrale che era, nel senso di accostarsi ad una direzione più rostro-caudale.

Su questo fenomeno, che si accentua non poco negli stadii successivi ritorneremo in seguito trattando dei fattori della morfogenesi di questa regione, ma quì è opportuno insistere sul fatto che per ciò che riguarda i rapporti immediati, non vi è nulla di mutato. Infatti fin dall'inizio l'arco mandibolare si prolungava in direzione dorso caudale ventralmente all'occhio (Fig. 17, 18 e 19) ed in tale stadio l' aspetto di una direzione dorso - ventrale del

branchiomero era dovuta al fatto che non ancora a tale epoca si era accentuata la individualizzazione dell'arco mandibolare in una regione dorsale ed una ventrale. Ora invece tale distinzione è evidente e si va sempre più accentuando con la differenzazione di una regione ventrale della cavità orale, alla quale concorrono notevolmente nella parte rostrale la cartilagine mandibolare ed il muscolo submandibularis. Da tale individualizzazione dell' arco mandibolare in due regioni, ne risulta che quella più dorsale presenta la direzione prevalentemente caudo-rostrale che già presentava fin dall' inizio le regione suboculare dell' arco mandibolare, mentre la regione più ventrale presenta, all'estremo rostrale della precedente, la direzione prevalentemente dorso - ventrale che fin dall' inizio era caratteristica della regione più rostrale dell' arco mandibolare.

Infatti dalla Fig. 31 risulta in modo evidente l' andamento trasversale di tale regione dell'arco mandibolare. Ciò che però colpisce specialmente nella regione mandibolare della figura in esame, è il fatto che la regione mediana ventrale più rostrale priva di mesoderma che avevamo notata anche nello stadio precedentemente esaminato (Fig. 30), si vede ora circondata da un cercine mesodermico rilevato che rostralmente si ricongiunge all'arco mandibolare e che gli stadii successivi ci dimostrano chiaramente essere specialmente il primo abbozzo del muscolo submandibularis. [1]) Attualmente l'andamento delle due branche di tale cercine è quasi esattamente rostro caudale, in modo che mentre l'estremo rostrale di tale formazione si continua come abbiamo già detto con l' arco mandibolare, l'estremo caudale raggiunge il livello del branchiomero ioideo che si va differenziando. È da considerare però che, in questa regione ventrale, la metamerizzazione del mesodorma è sempre incompletamente determinata, tanto che l' arco ioideo in questo stadio nemmeno ha ancora raggiunto la linea mediana pur essendovisi molto avvicinato [2]). Non è possibile dire però se ciò sia dovuto alla progrediente differenziazione dei tessuti posti più ventralmente e medialmente o ad un vero spostamento verso la linea mediana delle parti più laterali, come sembrerebbero indicare i rapporti definitivi con la musculatura longitudinale ipobranchiale. Queste considerazioni hanno qui speciale importanza

[1]) Cfr. anche Götte **75** p. 636.

[2]) Cfr. anche Stöhr **81** p. 73-4

per le discussioni fatte specialmente da RUGE sulla morfologia del muscolo intermandibularis, a causa della quasi costante innervazione di questo muscolo da parte del V [1]), nonostante che altre ragioni tenderebbero a farlo considerare come derivazione dell'arco ioideo, e specialmente per i problemi intorno al valore morfologico dell'estremità rostrale della parte ventrale del mesoderma.

Da queste Fig. 31 e 43 risulta anche molto chiaramente la sensibile diminuizione anche assoluta delle dimensioni trasversali del girino al livello del solco branchio-addominale in confronto allo stadio precedentemente considerato (cfr. Fig. 30 e 42). Questa diminuizione in parte è forse reale per riassorbimento dei materiali deutoplasmatici nell' interno di tutte le cellule che si vanno differenziando, ma in parte certo dipende solo dal fatto che in quest' epoca la regione considerata passa da una sezione quasi esattamente circolare ad una ellissoide, con asse maggiore verticale, per l'aumento di volume del sistema nervoso dorsalmente e della regione cardiaca ventralmente. Quest'ultima regione, che già negli stadii precedenti dimostrava nei tagli e nelle dissezioni la differenziazione già abbastanza avanzata del cuore e delle lamine pericardiche (cfr. Fig. 49) ora comincia ad essere riconoscibile anche per la delicatezza e trasparenza maggiore che essa presenta rispetto al resto del mesoderma circostante, onde anche più netto diviene il limite che la separa dal mesoderma dei branchiomeri postioidei situati più dorsalmente. Il notevole aumento di volume della regione cardiaca che avviene durante questo periodo, si verifica per la massima parte (come risulta evidentemente dal paragone della Fig. 50 e 49) in direzione dorsale e caudale, nella regione mediana. Come si comprende questo processo, già iniziato nello stadio precedente (cfr. Fig. 48 e 49) ma ora molto più intenso, ha per effetto anche di appiattire la cavità faringea (cfr. anche Fig. 55 e 56) e di dare ad essa anche una inclinazione rostrale ventrale per il maggiore parallelismo che il suo asse viene ad assumere con la leggera curvatura cefalica del sistema nervoso.

La riduzione relativa dell' area branchiomerica postioidea, lo sviluppo relativo ed i mutamenti del mesoderma degli archi mandibolare ed ioideo, la diminuzione di dimensioni trasversali del girino a livello del solco branchio-addominale e la progrediente

[1]) Per le larve di anuri cfr. p. es. GAUPP '92 p. 298-9 e STRONG '95 p. 109.

differenziazione del pericardio, interessano per la storia della formazione della cavità peribranchiale, in quanto hanno influenza sul comportamento dei branchiomeri postioidei.

Quanto ai loro caratteri, come già abbiamo visto accennato allo stadio precedente (cfr. p. 143) e come ora si vede bene dalla (Fig. 3), le prime appendici branchiali sono cominciate a comparire sul primo branchiomero postioideo e propriamente sul punto più sporgente di esso e sulla sua immediata continuazione in direzione ventrale mediana [1]). Ancora nessuna appendice si è individualizzata sul branchiomero immediatamente più caudale ma anche esso ora è molto meglio riconoscibile di prima dell'esterno anche nel girino intatto, ed anche esso mostra chiaramente come la sua massima parte è quella che dalla regione più sporgente si dirige medialmente e ventralmente. Confrontando con lo stadio precedente si vede che si è verificato un sensibile accrescimento proprio di questa parte dei primi branchiomeri postioidei compresa fra la regione della massima sporgenza dorso laterale di essi e la loro estremità ventrale. È probabile che da questo accrescimento dipenda la maggiore sporgenza laterale che ora presentano i primi branchiomeri postioidei, ma non è inverosimile che in parte ciò sia anche l' effetto di un notevole aumento delle dimensioni trasversali di quella regione della parete faringea posta dorsalmente alle estremità dorsali delle tasche branchiomeriche. Per questo processo che si può riconoscere abbastanza dalle Fig. 42, 56, 50, ma che è specialmente evidente guardando la regione faringea dalla parte dorsale dopo avere asportata la cute, il sistema nervoso, le capsule sensitive e la corda, si viene a costituire una parete piana di forma triangolare sulla quale poggiano gli organi sopra citati che la nascondono completamente dalla parte dorsale. Un tale fenomeno ricorda l'aumento delle dimensioni trasversali dalla parte dorsale del rombencefalo che si verifica appunto in questo stadio, come si può riconoscere dalle Fig. 55-57.

Fin da ora è opportuno insistere sul fatto che nonostante che la maggiore sporgenza dell'arco ed il primo inizio delle appendici branchiali non si verifichi all' estremo dorsale del branchiomero quale esso si manifesta alle dissezioni, pure quasi certamente la prima appendice branchiale che compare è anche la più dorsale e

[1]) Cfr. anche Götte '75 p. 675.

quelle che in seguito si formano, compaiono tutte regolarmente in serie dorso ventrale. Le appendici branchiali più ventrali sono cioè le ultime ad essere formate, e quindi anche tutto il futuro arco branchiale funzionante si viene a sviluppare dalla sola regione ventrale dei branchiomeri iniziali. Ricorderò ancora una volta a questo proposito che tale regione fin da ora ha inclinazione mediana oltre che ventrale perchè ciò ha importanza per la morfogenesi ulteriore.

Così pure è importante notare che dalla sporgenza laterale massima della regione dorsale del primo branchiomero si digrada medialmente tanto in direzione rostrale verso la parte dorsale dell'arco ioideo quanto in direzione caudale verso il solco branchio-addominale.

Infatti, per ciò che riguarda i rapporti in direzione caudale, ciò significa che la regione branchiomerica più caudale fin da ora è ricoperta in direzione laterale-rostrale dal primo branchiomero postioideo, nonostante il sensibile parallelismo di direzione di tutti gli archi postioidei e nonostante che il primo non sia che di poco più voluminoso dei successivi. Considerando poi che il solco branchio-addominale è andato diventando progressivamente più accentuato anche per l'aumento continuo di dimensioni della regione addominale (specialmente nella regione più dorsale a causa dello aumento di volume del pronefros) ne viene di conseguenza che la distanza assoluta tra l'estremità dorsale del primo branchiomero postioideo e l'ectoderma che ricopre le pareti addominali della regione pronefrica nel punto dove esse cominciano ad inclinarsi medialmente per formare il solco branchio-addominale, è molto meno grande assolutamente anzichè morfologicamente. Ciò del resto si vede chiaramente considerando il comportamento del limite dorsale dei branchiomeri postioidei rispetto alla parte rostrale della parete addominale dorsale (regione pronefrica), allorchè si osserva il girino dalla parte dorsale, (cfr. Fig. 43, specialmente in paragone con la precedente Fig. 42).

Quanto ai rapporti rostrali si debbono considerare diverse cose. Prima di tutto è da notare che il margine caudale del branchiomero ioideo, appena accennato nello stadio precedente (cfr. Fig. 2), ora invece ha limiti molto più netti specialmente nella sua parte media. Tale margine inoltre si spinge molto più ventralmente di quanto non si spinga il primo branchiomero postioideo, ed inoltre esso ha una inclinazione mediale meno accentuata

di questo, onde, al livello della estremità ventrale del primo branchiomero postioideo, il margine in questione viene a sovrastarlo non poco in direzione laterale. Molto degno di nota per l'evoluzione ulteriore è anche il fatto che tale margine, fin da ora accenna ad avere una inclinazione caudale oltre che mediale e ventrale, mentre i branchiomeri postioidei hanno ancora direzione quasi perfettamente ventrale-mediale o anche leggermente rostrale, onde avviene che le direzioni del margine ectodermico posto rostralmente e la direzione dei branchiomeri postioidei formano fra di loro un angolo.

Quanto al margine ectodermico in questione, già si nota, ed andrà progressivamente accentuandosi in seguito, una differenza tra la direzione sua e quella della parte mesodermica dell'arco ioideo. Mentre infatti questa, come risulta dalle Fig. 20 e 31 è quasi esattamente trasversale, il margine ectodermico ha direzione obliqua ventralmente, medialmente e caudalmente, onde avviene che già a quest'epoca il margine ectodermico si spinga nella regione ventrale abbastanza più caudalmente dei territorio dell'arco ioideo, onde non mi sembra del tutto sicuro parlare di esso come del limite caudale del dermobranchiomero ioideo

Si deve considerare a questo proposito che nel caso degli Anuri in generale e del *Bufo* in modo speciale, un andamento del margine ectodermico parallelo alla parte mesodermica del branchiomero, cioè quasi perfettamente trasversale, non sarebbe forse addirittura possibile, per il fatto che verrebbe a corrispondere nella regione mediana ventrale alla parte più caudale degli organi adesivi che costituiscono un'area ectodermica altamente differenziata.

Molto interessante è il fatto che tale margine dorsalmente si arresta ad un livello di non poco più ventrale di quello al quale si sviluppano le appendici branchiali più dorsali del primo branchiomero postioideo e quindi a maggior ragione più ventrale del limite più dorsale di tale branchiomero.

Con lo stadio successivo (Fig. 4) i fenomeni morfogenetici accennati nello stadio precedentemente analizzato si accentuano notevolmente. Come abbiamo visto questi erano: I L'aumento assoluto e relativo di dimensioni dei branchiomeri mandibolare ed ioideo; II La ulteriore differenziazione di questi; III (specialmente interessante per noi) l'aumento della inclinazione mediale del decorso dei

branchiomeri postioidei; IV l'accrescimento delle dimensioni trasversali della regione addominale postbranchiale che tanto contribuisce all'aumento della profondità del solco branchio-addominale.

A proposito di alcuni di questi fenomeni è opportuno aggiungere qualche altra notizia. Specialmente notevole è infatti la constatazione che col progredire dell'aumento delle dimensioni trasversali del girino [1]) specialmente al livello della regione branchiomerica più rostrale, tanto il branchiomero mandibolare che quello ioideo, accentuano la distinzione in una regione latero-dorsale ed una ventrale; distinzione che il primo di essi già mostrava accennata nello stadio precedente. Per l'arco mandibolare non si tratta che di una differenziazione ulteriore che si manifesta specialmente con la più netta individualizzazione del m. submandibularis (cfr. spec. Fig. 32), mentre per l' arco ioideo che corrisponde proprio al punto delle dimensioni trasversali massime del capo, la differenza di direzione fra la regione laterale e quella ventrale, ora specialmente si accentua, preludendo alla differenziazione del muscolo subhyoideus ventrale e della cartilagine ioidea ventralmente e della massa comune dei muscoli ioidei latero-ventrali nella regione più dorsale.

Due sono le conseguenze di queste modificazioni di rapporti e progressive differenziazioni della massa mesodermica dei due primi branchiomeri. La prima è che la tasca entodermica io-mandibolare, che già nello stadio antecedente si mostrava di uno spessore minore di prima [2]), ulteriormente si riduce, per un processo di atrofia progrediente dalla sua estremità ventrale, come può vedersi dalle Fig. 21 e 22 e specialmente dalla Fig. 51. Tale parte ventrale della tasca io-mandibolare, come risulta evidentemente dalle dissezioni degli stadii successivi, viene a trovarsi interposta fra la cartilagine quadrata posta dorsalmente e la massa dei muscoli depressori della mandibola ventralmente, e poichè queste due formazioni tendono a riunirsi rostralmente, non è improbabile pen-

---

[1]) Cfr. spec. Fig. 32 in confronto alla Fig. 31.

[2]) Da quanto risulta dalle mie osservazioni, tale tasca entodermica non giunge mai a divenire una fessura branchiale pervia (cfr. anche Parker **'71** p. 135). Dall'esterno, conoscendo la sua posizione, si riconosce una leggera infossatura alla quale corrisponde la sua estremità (cfr. Fig. 5), che però, non raggiunge mai, nemmeno nella Rana, l'aspetto di una vera fessura come è disegnata da Parker (**'71** tav. 3 fig. 10 e 11).

sare ad un rapporto causale fra l'atrofia ventrale dalla tasca e l'inserzione mandibolare dei depressori.

L'altra conseguenza consiste nel fatto che per la progressiva differenziazione istologica delle diverse regioni del mesoderma di questi due primi branchiomeri, essi finiscono col perdere la loro individualità, perchè una parte della loro massa, precedentemente omogenea, diviene lassa ed incoerente mesenchima, mentre altre parti assumono individualità morfologica propria e consistenza fisica maggiore. Conseguenza di ciò è che da questo momento in poi diviene quasi impossibile riconoscere i due branchiomeri come tali e sempre più facile invece diviene la dimostrazione e l'evidenza dei muscoli e delle parti cartilaginee che si sono andate differenziando nella massa mesodermica primitiva.

Le Fig. 21 e 22 rappresentano due stadii di pochissimo posteriore l'uno all'altro, ma si presentano molto diverse fra di loro appunto perchè nella prima è stato asportato soltanto l'ectoderma. lasciando il mesenchima nella sua posizione, mentre invece nella seconda questo è stato asportato mediante l'azione di un sottilissimo filo di vetro alla Spemann ('**06**). Tale asportazione ci permette ora di cominciare ad individualizzare perfettamente i singoli muscoli ed i loro rapporti con le tasche entodermiche e con i nervi, che avendo raggiunto una differenziazione molto avanzata, hanno acquistata una resistenza fisica maggiore dei tessuti circostanti e sono quindi ora facilmente dimostrabili con questo metodo di dissezione. Tali rapporti sono molto importanti, perchè questo stadio di transizione dalla massa branchiomerica indifferenziata ai singoli muscoli e nervi, di cui potremo in seguito seguire l'evoluzione ulteriore, ci permette in seguito di riconoscere le singole parti della regione branchiomerica primitiva anche dopo che si saranno verificati spostamenti relativi gravissimi.

In questo modo ora è possibile riconoscere, nella parte più dorsale dell'arco mandibolare (di cui già avevamo notato l'andamento accentuatamente caudo-rostrale) la differenziazione iniziale dell'arco suboculare del quadrato, e della massa mesodermica posta subito dorsalmente ad essa donde si vanno differenziando gli elevatori della mandibola. Come è noto (cfr. p. es. Schulze '**92** p. 19-21) questo sistema di fibre muscolari, anche nello stato larvale stazionario sarà compreso dalla regione suboculare del quadrato come in una doccia cartilaginea, in modo anche più evidente di adesso, per lo sviluppo posteriore del processus muscularis per il m. orbitohyoideus; in

questo stadio è anche evidente il rapporto esistente fra tali fibre muscolari ed il ganglio inferiore del V, posto subito caudalmente all'occhio.

Analogamente nella parte ventrale dello stesso arco è possibile così mettere bene in evidenza il m. submandibularis (cfr. spec. Fig. 32), che presenta dimensioni notevoli relativamente al capo [1]), nonchè i rapporti di esso con la parte più ventrale della tasca io-mandibolare, che è più evidente ora a causa della dissezione praticata anzichè nello stadio precedente a mesoderma intatto (cfr. Fig. 31), nonostante l'atrofia iniziale della regione ventrale alla quale abbiamo già accennato. Come si vede dalla figura, la tasca io-mandibolare si appiana verso la regione ventrale, ma il muscolo submandibularis si spinge più caudalmente della linea alla quale corrisponderebbe il prolungamento ventrale della tasca io-mandibolare.

Molto importanti per l'ulteriore storia della regione sono i rapporti esistenti fra gli organi differenziatisi nella regione branchiomerica immediatamente più caudale, cioè tasca entodermica io-mandibolare, ramo io-mandibolare del VII e ganglio relativo, mesoderma branchiomerico ioideo, tasca entodermica io-branchiale, ramo branchiomerico del IX.

Come si nota anche a mesenchima intatto (Fig. 21) la tasca entodermica io-mandibolare non è più visibile che verso la regione laterale, però mediante le dissezioni si vede che tale riduzione non procede uniformemente, perchè, verso la regione laterale-dorsale, il margine esterno della tasca entodermica presenta una specie di lobo, bene individualizzato, come si osserva nella Fig. 22 ed anche nella Fig. 51, a mesoderma completamente asportato, nonostante che si tratti di uno stadio un poco più precoce. Tale lobo rappresenta il punto nel quale la tasca è più accentuata, e va gradatamente riducendosi verso la regione dorsale, mentre in direzione ventrale la diminuzione di altezza della plica entodermica è molto rapida, in modo che il margine di essa presenta come un'incisura. Su questa incisura avremo occasione di ritornare in seguito, ma giá si può notare che ventralmente e caudalmente ad

---

[1]) Come si vede da questa Fig. 32 il muscolo submandibularis è continuo sulla linea mediana prima del muscolo subhyoideus, contrariamente a quanto ha affermato FUTAMURA ('07 p. 481), basandosi sullo studio di sezioni. È vero però che egli parla di embrioni di *Alytes*, nei quali secondo lui (p. 488) non esisterebbe questo muscolo che egli chiama « intermandibularis anterior ».

essa corrisponde il margine dorsale di una massa mesodermica ancora indifferenziata a limiti straordinariamente indecisi, posta rostralmente e internamente alla parte ventrale del muscolo orbitoioideus che si va differenziando. La tasca entodermica io-mandibolare ha anch'essa come l'arco mandibolare decorso oltre che ventrale e mediano anche rostrale, anche più che nello stadio precedente, per l'aumento assoluto e relativo della massa dei tessuti mesodermici posti nella regione ventrale del branchiomero ioideo, come è visibile chiaramente dalla Fig. 51.

Il ramo io-mandibolare del VII ed il ganglio relativo che negli stadii precocissimi avevamo visto decorrere subito rostralmente all'impronta che la capsula otica forma sul mesoderma (cfr. Fig. 16), alla superficie del mesoderma indifferenziato, lo ritroviamo ora immerso nel mesoderma che si va variamente differenziando. Identico è rimasto il suo rapporto con la capsula otica, subito rostralmente alla quale esso decorre nella sua parte più dorsale [1]), ma mutata è la sua direzione, poichè invece che esattamente in direzione ventrale esso decorre fortemente inclinato in direzione rostro-ventrale, subendo cioè anch' esso, benchè in grado minore, lo stesso fenomeno che abbiamo constatato per l'arco mandibolare e la tasca io-mandibolare. Un rapporto importante di tale ramo nervoso è che esso decorre subito caudalmente alla tasca entodermica io-mandibolare, come è specialmente evidente al livello del lobo di tale tasca nella regione laterale, di cui abbiamo precedentemente parlato [2]).

In questo stadio è anche molto evidente che il ramo io-mandibolare del VII decorre subito rostralmente al mesoderma del branchiomero ioideo, rapporto questo che in seguito non sarebbe più possibile riconoscere per le profonde alterazioni che subisce il mesoderma di questa regione. Infatti questo stadio è anche l'ultimo in cui sia ancora possibile riconoscere con sicurezza e solo col

[1]) Nelle mie figure 22 e 23 è chiaramente visibile il fenomeno già notato da Goette (**'75** p. 665) che negli stadii precoci il ganglio del VII è distinto dal ganglio del V col quale solo in seguito entra in intimi rapporti. Cfr. anche Gaupp **'92** p. 458 e Landacre e Mc Lean (**'12**).

[2]) Anche negli stadii più precoci, praticando con molta cura la dissezione delle tasche entodermiche con sottilissimi aghi di Spemann, è possibile dimostrare questo rapporto. A tali epoche però il VII, come anche il IX seguono molto più dappresso il margine esterno delle tasche branchiali corrispondenti che hanno esattamente la stessa direzione dei nervi.

metodo delle dissezioni (cfr. Fig. 21 e 22) che il mesoderma del branchiomero ioideo conserva anche nella sua regione dorsale i rapporti primitivi e tipici e cioè corrisponde al livello della capsula otica. Questo rapporto è conservato, nonostante che la cartilagine ioidea ed i muscoli di questo branchiomero si vadano differenziando più ventralmente ad un livello notevolmente più rostrale, per il fatto che la regione più dorsale del branchiomero è ancora riconoscibile come un tratto quasi mesenchimatoso decorrente anch'esso in direzione rostrale caudale, parallelamente al decorso della parte dorsale del VII, dalla regione ventrale della capsula otica all'apice dorsale del muscolo orbito-ioideo che si va differenziando [1].

Questo rapporto è molto importante per le numerose discussioni che sono state fatte intorno alla morfologia della columella e della tromba di Eustachio negli Anuri (Parker '**79**, Willy '**90**, Spemann '**98**, Fox '**01**) perchè dimostra come sia perfettamente possibile che nella regione otica siano rimasti residui dorsali dell'arco ioideo, [2] e come certamente l'articolazione larvale quadrato-iale si verifichi per uno spostamento della cartilagine ioidea in direzione rostrale consecutiva alla scomparsa della regione ventrale della tasca entodermica io-mandibolare (cfr. anche Spemann '**98**). Non è inutile ricordare qui che nell'adulto, per effetto di altri gravi mutamenti, si finiscono con l'ottenere rapporti molto più prossimi a quelli primitivi e tipici di quanto non lo siano i rapporti che esisteranno durante lo stato larvale stazionario.

La regione latero-ventrale del mesoderma branchiomerico ioideo come abbiamo già accennato, in questo stadio accentua fortemente la sua individualizzazione in una regione ventrale, alla quale corrisponderanno la cartilagine ioidea propriamente detta ed il muscolo subhyoideus, ed in una regione laterale donde non si differenzieranno che muscoli, come vedremo in seguito. Tale fenomeno, è evidentemente in relazione con l'aumento delle dimensioni della regione ventrale in senso prevalentemente trasversale, come risulta specialmente dal paragone tra la Fig. 31 e la Fig. 32 ed ha importanza anche per il problema del valore morfologico della cartilagine ioidea dei girini

---

[1]) Questo fatto è stato già notato da Parker ('**71** tav. 4 fig. 1 e 7) che nel lavoro successivo (**76** p. 614-5) ha anche corrette le arbitrarie omologie che nella prima memoria aveva creduto di stabilire per la regione dorsale dell'arco ioideo (cfr. specialmente '**71** p. 187-8 e tav. 10 fig. 11-20).

[2]) Perciò appunto mi sembra troppo affrettata la conchiusione assolutamente negativa di Gaupp ('**05** p. 725).

degli Anuri, giacchè, da quanto si è detto, è evidente che essa non può che corrispondere solo alla parte ventrale dell'arco cartilagineo ioideo dei vertebrati in cui questo si presenta più completamente sviluppato.

Due altri caratteri di questo mesoderma branchiomerico ioideo sono importanti. Il primo è che sulla linea mediana ventrale le due masse mesodermiche donde si va differenziando il m. subhyoideus non ancora si sono fuse sulla linea mediana, e questo fenomeno, che pure sarebbe perfettamente interpretabile nel senso di differenziazione eterocrona delle singole parti, già fa sospettare che la regione propriamente mediana a tale livello inizialmente non fosse ioidea. Tale conseguenza è poi avvalorata specialmente dalle sezioni che dimostrano come nella regione mediana il muscolo subhyoideus se non la cartilagine ioidea si trova ventralmente alla estremità rostrale della regione cardiaca, e sopratutto dal fatto che a differenziazione avvenuta è evidente che la muscolatura ipobranchiale raggiunge addirittura la sinfisi mandibolare, decorrendo ad un livello più ventrale della cartilagine ioidea, ma più dorsale del m. subhyoideus, a destra ed a sinistra della tiroide che si trova nel loro stesso piano. In ogni modo questo punto di non piccolo interesse per la morfologia della regione branchiomerica avrebbe bisogno di un ulteriore esame più completo [1]).

Quanto al ramo branchiomerico del IX, lo troviamo mutato nel suo decorso rispetto a come lo avevamo visto nei primi stadii (cfr. Fig. 16, 18, 22 e 44). Dorsalmente esso si trova come allora subito caudalmente alla capsula otica, ma, mentre nei primi stadii esso decorreva in direzione perfettamente dorso-ventrale, ora invece si dirige obliquamente in direzione rostrale ventrale seguendo prima il limite caudale della capsula otica e poi il margine caudale della parte più dorsale del branchiomero ioideo di cui abbiamo testè parlato [2]). Più ventralmente il IX è separato dal mesoderma branchio-

[1]) Cfr. p. 139, 149, 150 e Götte '**75** p. 224, 232, 662, 666. Cfr. anche Corning '**99** p. 227 e 233 e Vialleton '**08** p. 74 che più chiaramente degli altri si è posto il problema del limite rostrale della regione pericardiaca.

[2]) Cfr. anche Götte '**75** p. 670. Benchè gli A. non diano notizie precise sui caratteri generali di sviluppo dello stadio esaminato, pure credo che proprio questo sia anche quello per cui Landacre e Mc Lean ('**12**) hanno analizzato il comportamento dei gangli cerebrali nella *Rana pipiens*, mediante il metodo della proiezione piana. Di questo lavoro, dedicato a problemi di natura diversi da quelli qui esaminati, e che perciò non considera che pochissimo i rapporti dei varii

merico ioideo dalla parte più dorsale della tasca entodermica posta tra l'arco ioideo ed il primo postioideo (che in seguito chiameremo tasca io - branchiale), tasca che dopo avere raggiunto un certo sviluppo, si va ora riducendo, specialmente nella regione dorsale (cfr. Fig. 51 in paragone con la Fig. 50). Questo rapporto del ramo branchiomerico del IX rispetto alla tasca io-branchiale, analogamente a quanto avviene per il ramo io-mandibolare del VII rispetto alla tasca entodermica io-mandibolare, dimostra con ogni evidenza la loro omologia con i rami postrematici. Come è noto DRÜNER ('**03** p. 551-3) per le larve degli urodeli dubitò per qualche tempo di ciò per il ramo alveolare del VII, ed in ogni modo è notevole che rami certamente omologhi ai tronchi nervosi pretrematici non sono stati finora trovati nelle larve degli Anuri (cfr. anche STRONG '**95** e LANDACRE e MC LEAN '**12**).

Degno della massima attenzione per l'analisi della morfogenesi della cavità peribranchiale negli Anuri è l'esame della evoluzione della topografia del primo branchiomero postioideo e dei branchiomeri successivi, ma prima di fare ciò è opportuno esaminare i mutamenti avvenuti nella forma esterna per ciò che riguarda appunto questa regione branchiomerica postioidea.

Come abbiamo visto (cfr. p. 152-3), lo stadio precedente mostrava un aumento della sporgenza laterale dei branchiomeri postioidei ed anche dell'inclinazione mediale della parte ventrale di essi (quella su cui si sviluppano le appendici branchiali). Questo fenomeno si è ancora più fortemente accentuato tanto che oramai i branchiomeri postioidei, e specialmente il primo fra essi, con la loro estremità dorsale costituiscono il punto del capo di molto più sporgente lateralmente (cfr. Fig. 44) e la inclinazione della parte di essi sulla quale si sono andate ulteriormente sviluppando le appendici branchiali si può dire che sia diventata più fortemente latero-mediana anzichè dorso-ventrale (cfr. Fig. 32). Confrontando poi le dimensioni assolute della parte dei branchiomeri situata tra il punto dove è comparsa o sta per comparire la prima appendice

---

tronchi nervosi con i diversi organi, a noi interessa prevalentemente la conchiusione, dedotta dal paragone con le condizioni della larva adulta studiata da STRONG ('**95**), che in questo stadio i singoli gangli sono relativamente più isolati fra di loro, e che (p. 475) nelle epoche larvali successive i gangli del X subiscono spostamenti dovuti all'appiattimento del capo ed all'allungamento posteriore della capsula otica. Questi fatti non è difficile mettere in evidenza mediante le dissezioni.

branchiale e la loro estremità ventrale, evidentemente risulta il notevole accrescimento avvenuto in questa regione. È molto verosimile però che questo fenomeno possa dipendere in parte anche dalla rotazione ventrale delle estremità dorsali dipendente dall'aumento delle dimensioni trasversali della parete dorsale della faringe, al quale abbiamo già accennato a p. 152 e che ulteriormente si accresce. La progressione esattamente dorso-ventrale della comparsa e dello sviluppo delle appendici branchiali [1]) ci autorizza a considerare punto sicuro di riferimento la prima di tali appendici branchiali come ora abbiamo fatto.

Le dimensioni progressivamente minori dei branchiomeri più caudali e la rapida diminuzione delle dimensioni della camera branchiale, che del resto è effetto di tale fenomeno (cfr. Fig. 38), spiegano sufficientemente la maggiore sporgenza laterale dei termini più rostrali della serie, che risulta evidente specialmente dalle Fig. 32 e 44, e che del resto avevamo vista già accennata nello stadio precedente (cfr. Fig 3).

Ma non è questa la sola causa per cui i branchiomeri più caudali sono pochissimo visibili dall'esterno, perchè tale maggiore sporgenza dei termini più rostrali non avrebbe alcun effetto di nascondere i termini più caudali a chi guardi il girino lateralmente così appunto come nella Fig. 4, tanto più che nel *Bufo* a quest'epoca le appendici branchiali sono ancora corte e poco numerose. Invece è ora divenuto evidente, e molto più si accentuerà in seguito, una inclinazione caudale della parte dorsale dei branchiomeri onde l'andamento complessivo dei loro margini donde si originano le appendici branchiali, viene ad essere ventrale-mediale-rostrale. Tenendo poi presente che l'accrescimento assoluto di tale regione è maggiore per il primo che per il secondo, e per questo più che per il terzo branchiomero postioideo, ne viene per conseguenza che la linea che unisce le estremità dorsali di questi branchiomeri viene quasi a ruotare in direzione caudale restando punto fisso il punto corrispondente del solco branchio-addominale, che viene a trovarsi presso a poco a livello della sporgenza massima della bozza pronefrica (cfr. Fig. 44).

Questa rotazione caudale delle estremità dorsali dei branchiomeri postioidei, di cui studieremo in seguito le conseguenze morfogenetiche che si verificano allorchè essa si accentua, non dipende

[1]) Cfr. p. 203 nota.

solo da quella stessa causa che abbiamo visto produrre la notevole inclinazione rostrocaudale della parte dorsale del branchiomero mandibolare e di quello ioideo cioè dal notevole tardivo sviluppo della regione ventrale del capo, compresa la regione cardiaca. Tale fattore ha certamente importanza, e basterebbe a dimostrarlo il notevole parallelismo esistente fra il margine del 1º branchiomero postioideo dove si inseriscono le appendici branchiali e la parte più dorsale del mesoderma ioideo (cfr. Fig. 22). La Fig. 51 però ci dimostra che questa inclinazione ventrale rostrale delle tasche entodermiche più caudali è comune per tutte, ed anche comune è l'influenza che esse subiscono per l'aumento volumetrico progressivo della regione cardiaca che si verifica ventralmente alla loro regione mediana ventrale respingendo questa dorsalmente. Ciò spiega il parallelismo che ancora esiste fra le tre tasche entodermiche più caudali ed anche in parte la mancanza di parallelismo che comincia ad osservarsi fra queste e la tasca io-mandibolare, che viene influenzata poco o nulla dall'accrescimento pericardico, ma non può spiegare perchè l'estremità dorsale dei branchiomeri postioidei più rostrali ruoti caudalmente.

Ma vi è un altro fattore morfogenetico importante. Come si vede confrontando le Fig. 37 e 38, nell'interno della cavità faringea si sono verificati cambiamenti notevoli. L'infundibulo tiroideo si è ristretto, la tasca io - mandibolare si è molto ridotta in profondità e la stessa sporgenza interna del branchiomero ioideo si è molto appianata. Ma ciò che è più interessante è quanto segue: mentre prima le estremità ventrali delle sporgenze interne dei branchiomeri ioidei si toccavano sulla linea mediana e quelle dei branchiomeri successivi nemmeno molto distavano fra loro, ora invece tale distanza è notevolmente aumentata, specialmente per i termini più rostrali della serie. Dall'esame obbiettivo risulta che tale aumento è dovuto ad un reale accrescimento del campo mesobranchiale, e specialmente della sua parte più rostrale [1]). Ciò ha per conseguenza che i

---

[1]) Questa regione corrisponde profondamente al planum hypobranchiale che si è andato differenziando nella parte ventrale dei branchiomeri postioidei che si sono così congiunti fra di loro dorsalmente al pericardio. Cfr. anche GÖTTE (**'75** p. 674); STÖHR (**'81** p. 76 e tav. 3 fig. 8) che, notata questa diversa direzione dei branchiomeri postioidei, la crede effetto della posizione del cuore. Non si può escludere la verosimiglianza di questa interpretazione, perchè l'esame obbiettivo dimostra appunto che tutta questa regione mediana posta ventralmente alle estremità ventrali delle fessure branchiali costituisce la parete

branchiomeri più rostrali dovranno ulteriormente ruotare in direzione latero-rostrale con la loro estremità ventrale e, ciò che più importa, in direzione sempre più caudale con l'estremità dorsale. Inoltre i termini più rostrali diverranno anche più esterni dei successivi, non solo per l'estremità dorsale più sporgente, ma anche per tutta la loro lunghezza.

Oltre questo fenomeno della inclinazione caudale dell' estremità dorsale dei branchiomeri postioidei, comincia a manifestarsene in questo stadio, e si accentuerà in seguito, un altro, anch'esso importante per la morfogenesi della cavità peribranchiale. Si tratta di questo. Negli stadii immediatamente precedenti (cfr. spec. Fig. 19-21) le dimensioni del primo branchiomero postioideo erano relativamente uniformi per tutta la sua lunghezza, cioè tanto verso l'estremità dorsale quanto verso quella ventrale e, per quanto era possibile dire dividendo idealmente il branchiomero in una metà rostrale ed una caudale, non sembrava che fra queste due vi fosse differenza relativa di sviluppo. Ma invece ora, correlativamente al fatto dello spostamento caudale della estremità dorsale e della contemporanea posizione esterna che il branchiomero assume, si osserva che la regione precedentemente rostrale ed ora esterna del primo branchiomero, comincia a svilupparsi notevolmente di più della regione precedentemente caudale ed ora interna. Tale sviluppo è molto sensibile specialmente nelle parti più dorsali dell'arco, ed a questo proposito si può notare che proprio tale regione è quella corrispondente alla regione più dorsale precocemente regredita dalla tasca entodermica io-branchiale.

Questo notevole sviluppo della regione rostrale del primo branchiomero postioideo ha per effetto, come facilmente si comprende, di accentuare ancora maggiormente la posizione latero-mediana dei branchiomeri che già avevamo visto essere effetto dello sviluppo della parte rostrale del campo mesobranchiale. Ma il fatto che tale sviluppo avviene prevalentemente nella regione dorsale sommandosi in questo punto all'aumento volumetrico degli organi

---

dorsale della regione occupata dal pericardio e dal cuore, ma non è esclusa dalla semplice embriologia topografica descrittiva l'interpretazione opposta, cioè che il pericardio ed il cuore vengono a riempire tutto lo spazio offerto loro dal modo di sviluppo della parete faringea e dal mesoderma branchiomerico ventrale. Nè è esclusa, anzi è proprio la più probabile, l'interpretazione che i due fattori morfogenetici, primitivi ambedue, si influenzino mutuamente in modo più o meno notevole. Cfr. del resto anche p. 168 nota.

dorsali, ha per conseguenza che l'estremità dorsale del branchiomero, ruota sempre più fortemente in direzione ventrale.

Come conseguenza di tutti questi fenomeni noi vediamo che in questo stadio il margine donde si originano le appendici branchiali del 1° branchiomero postioideo, che all'inizio della sua riconoscibilità decorreva in modo quasi esattamente dorso - ventrale, ora che le sue dimensioni si sono accresciute, ha notevolmente diminuita l' inclinazione dorso - ventrale ed ha invece subita una sensibile inclinazione latero - mediana e caudo - rostrale che prima non erano quasi nemmeno accennate. Ciò è visibile anche dalla Fig. 51, poichè appunto per questo fenomeno viene a perdersi il parallelismo fra il margine esterno della tasca io-mandibolare e quello della successiva per l'aumentata distanza loro nella parte dorsale.

L'effetto di tutti questi fenomeni sulla regione branchiomerica postioidea, dei quali alcuni si verificano rostralmente ad essa ed altri per tutta l'estensione sua ma con intensità decrescente in direzione caudale, si può riassumere dicendo che la linea ideale congiungente l'estremità dorsale delle fessure branchiali (quando queste si sono aperte all' esterno, o della regione corrispondente dei branchiomeri), che prima decorreva in senso quasi esattamente caudo-rostrale, ora invece ha subita una rotazione, nel senso che, restando punto fisso l' estremità di tale linea nel punto dove questa incontra il solco branchio-addominale, l' estremità rostrale si è spostata verso l' esterno e ventralmente.

Naturalmente conseguenza di questa rotazione è che la regione branchiomerica postioidea non guarda più solo verso l'esterno, ma anche ventralmente e caudalmente, onde chi guardi il girino di lato non la vedrà di prospetto, ma in proiezione ed essa apparirà quindi relativamente ridotta rispetto alle altre parti della superficie laterale del capo, senza che invece si sia verificata punto una riduzione delle dimensioni assolute, ma sia avvenuto invece un aumento. Tale riduzione, come facilmente si comprende apparirà tanto maggiore quanto più sensibile è stata la rotazione, e solo in tanto non risulta subito a colpo d' occhio, in quanto il notevole sviluppo delle appendici branchiali che appunto verso quest'epoca si verifica, maschera alquanto il fenomeno richiamando l'attenzione appunto sulla regione branchiomerica.

Questa sensibile inclinazione caudo-rostrale e latero-mediana dei branchiomeri postioidei e specialmente del primo, rende anche

più sensibile la differenza di direzione fra essi ed il margine cutaneo posto più rostralmente, che chiameremo plica opercolare latero-ventrale per comodità di espressione e per il suo probabile valore morfologico, poichè il decorso della sua linea di origine non corrisponde esattamente all' andamento del mesoderma branchiomerico ioideo differenziato come cartilagine e come muscolo subhyoideus.

A quest' epoca tale formazione non ancora merita a rigor di termini il nome di plica, ma già, per la sua posizione notevolmente più laterale che non l' estremità ventrale del primo branchiomero postioideo, e per la differenza già notata della sua direzione rispetto al margine di questo, individualizza perfettamente un seno cutaneo sulla superficie laterale del capo, all' estremità rostro-ventrale della regione branchiomerica postioidea, che costituirà in seguito, da un lato e dall' altro del capo, il recesso più rostrale della cavità peribranchiale, dove si apre (ridotta straordinariamente ad un piccolo residuo ventrale, e forse anche spesso addirittura obliterata) la fessura tra l'arco ioideo ed il primo postioideo.

Gli stessi fenomeni che abbiamo analizzati nello stadio precedente continuano nello stadio che ad esso segue e che è rappresentato nella sua forma esterna dalle Fig. 5 e 6. Notiamo quindi brevemente l'aumento delle dimensioni dei branchiomeri e più ancora delle appendici branchiali che da essi si sono originati, (che però nel *Bufo* non giungono ad impedire l' esame della regione), e specialmente l'aumento della rotazione della linea congiungente le estremità dorsali dei branchiomeri postioidei, in direzione caudale-ventrale-esterna con la sua estremità rostrale (cfr. spec. Fig. 45). Tale fenomeno ha raggiunto oramai un grado tale che guardando esattamente dall'esterno, non è possibile vedere altro che il primo branchiomero postioideo in quasi tutta la sue lunghezza e solo la parte più dorsale del secondo, sulla quale pure cominciano a comparire le prime appendici branchiali [1]). Naturalmente, poichè ciò non è che un semplice effetto di mutata orientazione, è perfettamente possibile vedere di prospetto o quasi la regione branchiomerica postioidea, guardandola dalla parte ventrale-caudale-laterale verso la quale appunto essa è rivolta.

[1]) Cfr. anche Von Baer '**28** p. 227, Ecker '**51** fig. XXVII.

Tale è il modo nel quale è stato disegnato il girino nella Fig. 6 e così non solo è possibile vedere chiaramente il decorso completo del 1° e del 2° branchiomero postioideo, ma anche si vede perfettamente individualizzato, ma ancora privo di appendici branchiali, il terzo branchiomero postioideo, che dall'esterno non era addirittura visibile perchè completamente nascosto dai termini più rostrali posti quasi esattamente all' esterno di esso, più voluminosi, e già forniti di appendici branchiali [1]).

Visto il girino in questa direzione si comprende anche perfettamente come il seno rostrale fra l'estremità ventrale del primo branchiomero e la plica opercolare latero-ventrale, si sia ulteriormente approfondito per la maggiore rotazione del primo e l'aumentato sviluppo della seconda. È però da notare a questo proposito che attualmente il margine libero della plica opercolare ha un decorso quasi esattamente dorso-ventrale, e non è più diretta in direzione caudale ventrale. Ciò è dovuto al fatto che essa nella parte dorsale si è sviluppata caudalmente ed ora ha una linea di origine più estesa, perchè questa si spinge più dorsalmente e più all'esterno di prima. Ciò in parte è conseguenza dell'aumento delle dimensioni trasversali della parte ventrale del branchiomero ioideo per cui esso si spinge più lateralmente, ma già ora la plica prende origine da una regione che certamente non è più ioidea ed appartiene anzi alla superficie esterna del primo branchiomero postioideo, senza però che si possa notare alcun distacco nel punto dove tale plica cessa di appartenere al territorio ioideo per passare in territorio del branchiomero successivo [2]).

Questo fatto della non esclusiva appartenenza della plica opercolare laterale al branchiomero ioideo, sul quale ritorneremo anche in seguito nella parte descrittiva ed in quella sprimentale, ha grandissima importanza morfologica, come vedremo nella parte generale. È bene però notare che nemmeno in questo stadio l'estremità dor-

---

[1]) Già GÖTTE (**'75** p. 671) aveva notato che verso questo stadio il terzo branchiomero postioideo forma la parete anteriore della tasca precocemente formatasi e sempre più approfondentesi fra l'apparato branchiale ed il tronco.

[2]) È probabilmente in relazione anche con questo fatto, oltre che con le variazioni che subisce la parte dorsale-rostrale del primo branchionero postioideo, l' atrofia della parte dorsale della prima tasca entodermica postiodea che comincia a rendersi manifesta appunto verso questo stadio, come risulta dalla Fig. 52.

sale della plica-latero ventrale raggiunge l'estremo dorsale dei branchiomeri postioidei.

La maggiore sporgenza della parte dorsale dei branchiomeri postioidei è però solo poco evidente per varii fenomeni concomitanti. La regione dorsolaterale del capo infatti, durante questo periodo va progressivamente aumentando molto di dimensioni trasversali in parte per iperplasia od aumento di dimensioni da imbibizione del sistema nervoso centrale e della capsula otica e per la forma assunta dal quadrato; ma in grado molto notevole anche per un rapido edema fisiologico del mesenchima sottocutaneo, specialmente della regione posta dorsalmente ai branchiomeri, che si inizia in quest'epoca ma che negli stadii immediatamente successivi raggiunge proporzioni grandiose. Non vi è bisogno di dire quanto questo fenomeno concorra a rendere uniformemente tondeggiante la regione dorsale del capo precedentemente piuttosto appiattita ai lati, nonostante la notevole sporgenza in direzione laterale dei branchiomeri postioidei (cfr. spec. Fig. 45 e 57).

È però da notare che nonostante questo fenomeno l'estremità dorsale dei branchiomeri postioidei resta sempre una regione nella quale si verifica un cambiamento rapido e notevole di direzione latero-mediana e viene così a costituire il limite dorsale caudale del seno peribranchiale che si va formando. Come si vede e come mostreremo anche negli stadii successivi, il branchiomero ioideo non ha in questa regione alcuna parte nella individualizzazione di tale seno.

Mentre ciò si verifica dorsalmente, ventralmente avviene un analogo e notevole aumento di volume, per il fatto che il pericardio ed il cuore, vanno assumendo un volume sempre più notevole degli stadî precedenti, specialmente verso la regione più caudale per un fenomeno, non di ulteriore iperplasia, ma anche qui per un grande accumulo di liquido, e per il riempimento col sangue. Naturalmente ciò ha per effetto che l'estremità ventrale dei branchiomeri postioidei viene spinta dorsalmente, appiattendo maggiormente la cavità faringea (cfr. Fig. 57) [1]) ed aumentando così

[1]) Non avvenendo nella regione ventrale del corpo del girino un notevole aumento di volume, l'aumento delle dimensioni del pericardo e del cuore deve avvenire parallelamente alla riduzione del volume occupato dagli altri organi. Però, come risulta specialmente dal paragone delle Fig. 49-52, lo spazio che finisce con l'essere occupato dalla regione cardiaca viene ad essere ricavato molto più dalla riduzione dell'intestino postbranchiomerico che dall'appiattimento della cavità faringea.

ancora più l'inclinazione complessiva latero mediana di questi (cfr. Fig. 52).

Inoltre così tali estremità vengono a terminare in una regione che non prosegue ulteriormente la loro inclinazione mediana-ventrale anzi accenna ora, ed accentuerà ulteriormente in seguito una inclinazione inversa latero ventrale per una estensione sensibile. In questo modo il seno posto verso l'estremità rostrale della regione fra la plica ioidea ed il primo branchiomero postioideo, viene ad acquistare anche una parete ventrale ed a costituire già un diverticolo, per quanto ancora poco profondo (cfr. Fig. 6).

Inoltre caudalmente a tale diverticolo, viene a costituirsi per questo stesso fenomeno un solco, già abbastanza pronunciato, fra la estremità ventrale dei branchiomeri più caudali e la parete del corpo che ricopre la parte più dorsale della regione pericardica. Tutto ciò si vede specialmente bene nella Fig. 6 ed anche dalle sezioni (cfr. Fig. 57) ed ha grande importanza per la individualizzazione della parete mediale delle cavità peribranchiali dei due lati.

Anche maggiore interesse ha però ciò che si verifica caudalmente. Già precedentemente abbiamo notato come il solco branchio-addominale si fosse andato approfondendo non solo per i fenomeni che avvenivano rostralmente ad esso, ma anche per l'aumento notevole di dimensioni della regione posta caudalmente. Ora questo secondo ordine di fenomeni non ha fatto che progredire ed anche molto rapidamente. Abbiamo già accennato alla sporgenza prodotta nella regione dorsale dal rigonfiamento della regione pronefrica, ed anche questa è ancora aumentata, ma si può dire sia passata quasi in seconda linea di fronte all'aumento di dimensioni sempre maggiore di tutta la regione addominale posta ventralmente ed internamente ad esso (cfr. spec. Fig. 45). Effetto di questo fenomeno è che la regione corrispondente al livello della regione branchiomerica accentua ancora di più la sua inclinazione latero-mediana, e tale inclinazione si estende ancora più caudalmente di quanto prima non avvenisse. Inoltre in seguito a ciò, anche ventralmente alla regione branchiomerica, al livello della parte dorsale della regione pericardica, comincia ad essere visibile un solco che costituisce la naturale continuazione ventrale del solco branchio-addominale che oramai costituisce il fondo di una vallata compresa tra la regione branchiomerica postioidea e le pareti addominali laterali. Per l'opposta inclinazione dei branchiomeri e della parete che copre la regione pericardica laterale (laterale-ventrale-caudale la prima e

laterale-dorsale-caudale la seconda) il solco che risulta dall'incontro di queste due superficie con la parete addominale (che a questa altezza si può dire che abbia una inclinazione esattamente laterale rostrale) non è rettilinea ma costituisce una linea spezzata [1]). Queste tre superficie costituiscono quindi un triedro, l'apice del quale rappresenta il limite caudale ed anche un poco interno della linea che segna il limite morfologicamente ventrale della regione branchiomerica, di cui l'altra estremità è costituita da quel recesso di cui abbiamo già parlato, individualizzato dall' estremità ventrale del primo branchiomero postioideo, dalla plica opercolare ioidea e dalla parete pericardica. Degno di nota è che nè la regione ventrale nè quella caudale mostrano in questo stadio nessun limite preciso del seno che si va formando.

Ma la notevole inclinazione latero-mediale della superficie laterale della parte rostrale della regione addominale ha un altro effetto di grande importanza morfogenetica. Esso infatti ha come effetto di avvicinare ancora di più l'ectoderma che ricopre la regione pronefrica all'ectoderma corrispondente al limite dorsale dei branchiomeri postioidei, che già si erano andando avvicinando per la rotazione caudale dell' estremità rostrale della congiungente le estremità dorsali di tali branchiomeri, come già abbiamo visto a p. 165. In questo modo una linea che dovrebbe morfologicamente essere rostro-caudale ed un'area che anch'essa sarebbe dovuta essere morfologicamente rostro-caudale, cioè due elementi che dovrebbero trovarsi l' uno nella continuazione dell'altro, vanno progressivamente combaciando, ruotando in direzioni inverse intorno al solco branchio-addominale che si comporta come una specie di cerniera (cfr. Fig. 45 in confronto con le Fig. 44 e 43).

Negli stadii successivi e nelle esperienze esamineremo le conseguenze di questo fenomeno e gli ulteriori fattori della morfogenesi di questa parte della regione, ma fin da ora è opportuno notare che l' aumento delle dimensioni della cavità addominale è correlativo allo sviluppo notevole dell'intestino, sebbene, come vedremo nella parte sperimentale, non si possa essere sicuri di stabilire tra i due fenomeni il rapporto come di causa ad effetto.

Per ciò che riguarda le succesive modificazioni delle formazioni mesodermiche, oltre quanto abbiamo detto intorno all'iniziale edema fisiologico del mesenchima branchiomerico dorsale, i fenomeni più importanti riguardano il condrocranio propriamente detto che in

---

[1]) Cfr. Fig. 6.

quest'epoca si va differenziando, ed altre regioni del capo anche più lontane dall' argomento che esaminiamo, onde sarebbe fuori luogo parlarne. Accennerò invece, per la immediata vicinanza della regione e per l'importanza che tali muscoli hanno nelle omologie che è possibile stabilire per le forme larvali dei diversi ordini di Anfibii, che in questo stadio evidentemente si osserva (cfr. Fig. 23) come ventralmente a quel lobo dorso-laterale della tasca entodermica io-mandibolare che costituisce il primo accenno della tuba [1]), si è individualizzata, molto meglio del modo informe al quale avevamo accennato a p. 157-8 una massa di mesoderma, ancora imperfettamente differenziata, che evidentemente deriva dalla parte dorsale del mesoderma branchiomerico ioideo internamente alla parte donde si è già meglio differenziata un'altra massa che l'ulteriore evoluzione dimostra essere il futuro muscolo orbito-hyoideus [2]). Questa massa mesodermica più interna, in seguito si differenzia nel muscolo depressore della mandibola, che anche nella larva adulta dimostra la sua appartenenza al branchiomero ioideo, per la innervazione dal VII [3]), in modo da dover essere considerato come il C^2md della nomenclatura di Ruge ('**97**).

Questo fatto che può essere facilmente seguito mediante le dissezioni ed era stato già bene riconosciuto da Götte ('**75** p. 640 e 665-6) non è stato invece visto da Spemann ('**98**) che ha lavorato col penoso metodo delle ricostruzioni. Egli infatti non ha notata la massa mesodermica posta ventralmente ed internamente all'orbito-hyoideus, che è anch'essa posttrematica, ma che già limita ventralmente il lobo entodermico che diverrà la futura tuba, alla cui individualizzazione quasi certamente concorre. Anche dalle figure di Spemann (cfr. spec. tav. 28 fig. 2 e 4) è possibile riconoscere che le fibre che deprimono la mandibola debbono finire col

---

[1]) Anche Götte '**75** p. 669 aveva notata la riduzione della prima tasca entodermica « zu einem unansehnlichen Klümpchen », ma credette che poi divenisse un residuo branchiale. Merito di Spemann ('**98**) è stata la dimostrazione della sua trasformazione in tuba alla seconda metamorfosi, confermata in seguito da Fox ('**01**). Dalla mia Fig. 52 si riconosce chiaramente come la formazione del diverticolo della tuba non è che una differenziazione di un determinato punto della parte dorso-laterale tasca io-mandibolare, ma non la trasformazione dell' intera tasca. Per i rapporti topografici del cordone cellulare che durante lo stato larvale stazionario rappresenta la tuba, cfr. Gaupp '**92** p. 153.

[2]) Cfr. Götte '**75** p. 665 ed anche Schaper ('**97** p. 162 e tav. 8 Fig. 4 e) per un caso in cui, per anomalia sperimentalmente provocata non si era verificata la individualizzazione dell'orbitohyoideus dal subhyoideus.

[3]) Cfr. p. es. Gaupp '**92** p. 29 9 e Strong '**95** p. 129.

decorrere ventralmente alla tasca entodermica io-mandibolare, ma non risulta punto la loro origine dal mesoderma ioideo.

Tale rapporto è stato invece nuovamente riconosciuto, ma col metodo delle dissezioni, nel lavoro più recente di Fox (**'01** p. 227 nota 7) ed anche da Futamura (**'07** p. 483). Quest' ultimo autore però ignorando la bibliografia precedente sull'anatomia delle larve degli Anuri e le gravi metamorfosi a cui va incontro questa regione, e cercando di omologare ciò che aveva intravisto con ricostruzioni parziali a quanto conosceva dell' anatomia dei muscoli degli anuri adulti, non ha avuto punto una visione chiara della evoluzione della regione, tanto che ha finito col descrivere (p. 489 e spiegaz. della fig. 5) come nuovo muscolo esclusivo delle larve di *Alytes* proprio il Quadrato-hyo-angularis di Schulze (**'92**)!

Quanto a Spemann invece, la sua accuratezza è dimostrata dal fatto che anche egli ha potuto riconoscere la posizione posttrematica iniziale dell'Orbitohyoideus ed ha potuto seguire la formazione dell'articolazione fra la cartilagine ioidea ed il quadrato, che si verifica ventralmente alla parte residuale della tasca io-mandibolare poco dopo questo stadio.

Nello stadio che prendiamo ora ad esaminare (Fig. 7, 8, 24, 33, 39, 53), la regione branchiomerica occupa una frazione della superficie laterale del capo anche minore che non nello stadio antecedente. Lo sviluppo delle appendici branchiali che è proceduto notevolmente per le regioni dorsali ancora visibili dei branchiomeri, rende però a prima vista il fenomeno meno evidente, richiamando l' attenzione dell' osservatore appunto su tale regione, ma basta considerare quanta poca parte del primo branchiomero postioideo sia ancora visibile lateralmente (cfr. Fig. 7) per convincersi dei cambiamenti avvenuti.

Ciò che appunto costituisce il mutamento caratteristico di questo stadio è il comportamento della parte latero-ventrale della plica opercolare, di cui si possono studiare i caratteri mediante le Fig. 7, 8, 33. Come si vede essa si presenta come una formazione del tutto continua ed unica, benchè, come ora vedremo, i territorii dai quali essa sorge, profondamente corrispondano a regioni mesodermiche di valore morfologico molto diverso.

Consideriamo infatti dapprima ciò che si verifica nella regione ventrale. Come abbiamo visto, nello stadio antecedente la plica opercolare latero-ventrale si estendeva solo per breve tratto, e

profondamente corrispondeva quasi esattamente alla parte latero-ventrale del mesoderma branchiomerico ioideo. Ora invece, come risulta dalla Fig. 7 e specialmente dalla Fig. 33 la plica opercolare si è estesa molto di più in direzione ventrale, prolungando ulteriormente in direzione caudale-ventrale la sua estremità ventrale, caudalmente all'estremità mediale caudale degli organi adesivi, in modo tale che le pliche dei due lati non distano ormai che poco fra loro. Conseguenza di questo fenomeno è che la parte più ventrale della regione di origine della plica opercolare non sorge più corrispondentemente ad un punto del mesoderma branchiomerico ioideo, ma invece dalla regione che ricopre il pericardio in direzione laterale e ventrale. È bene però far notare che non si tratta di una vera plica, perché si potrebbe dire piuttosto che si tratta di una estensione della direzione della cute della regione rostrale e ventrale, anche verso le regioni laterali e caudali, onde si individualizza così, caudalmente e lateralmente, per la diversa inclinazione delle regioni limitrofe in tali direzioni, la plica che esternamente non compare.

Ciò che in realtà si verifica nella regione ventrale e caudale, non è proprio un accrescimento della estremità caudale e ventrale della plica dello stadio antecedente, ma una ulteriore estensione dello stesso processo verificatosi più dorsalmente e rostralmente, anche per i tessuti cutanei ai quali profondemonte corrisponde medialmente il pericardio.

Le dissezioni e le sezioni microtomiche dimostrano che questa regione più ventrale e caudale della plica opercolare latero-ventrale, come del resto tutta la parte libera della plica opercolare posta alquanto più dorsalmente (che si è sviluppata caudalmente in modo tale che il margine libero della plica è solo leggermente diretto caudalmente e ventralmente) è esclusivamente ectodermica, poichè nell'interno di essa non esistono che poche cellule di lasso mesenchima. Tale regione infatti in questo stadio è uno dei punti nei quali più intensamente si verifica quel fenomeno di edema fisiologico al quale abbiamo già precedentemente accennato.

Quanto all'appartenenza morfologica della plica in questione, specialmente nella parte più ventrale originantesi al disopra del pericardio, è però da notare che nel girino adulto anche la regione mediana della cute che ricopre il canale di comunicazione fra le due camere branchiali è innervato nella sua parte rostrale da rami del VII.

Certamente a quest' epoca risale pure la prima origine delle fibre del muscolo subbranchialis, ma, data l'estrema delicatezza e scarsezza di tali fibre muscolari nei girini degli Anuri, non è possibile seguirne l'origine nè con le dissezioni nè con le sezioni microtomiche, onde meglio conoscere i suoi rapporti morfologici con le fibre del m. subhyoideus e con le fibre elevatrici del 1° branchiomero postioideo.

E che tale rapporto col primo branchiomero postioideo si debba tenere molto presente, è dimostrato dal comportamento della plica opercolare verso la sua estremità latero-dorsale, quale è dimostrata specialmente dalle Fig. 7 e 24.

Avevamo lasciata nello stadio precedente (cfr. p. 167) la plica opercolare estesa già nella regione dorsale ad una regione corrispondente profondamente al primo branchiomero postioideo. La ritroviamo ora che con la sua estremità dorsale si è estesa molto più di prima in direzione dorsale e caudale, corrispondendo profondamente per un tratto molto notevole al mesoderma dorsale del primo postioideo.

Questo fatto, che in seguito diverrà anche più evidente [1]) ha importanza morfologica grandissima, perchè dimostra che nella regione dorsale anche la plica opercolare latero-ventrale non è soltanto ioidea, poichè ad essa partecipano anche i branchiomeri più caudali [2]). Nella anatomia della larva adulta vedremo come questo dato dello sviluppo viene ad essere sostenuto validamente anche dal criterio dell' innervazione cutanea [3]).

La Fig. 24 dimostra che il primo branchiomero postoideo, partecipa alla formazione della parte dorsale della plica opercolare a quest'epoca, con buona parte della sua lunghezza, e propriamente dalla regione del residuo ventrale della fessura io-branchiale alle appendici branchiali più dorsali di maggiori dimensioni. La regione di origine della plica sul primo branchiomero postioideo, decorre, per un buon tratto della parte dorsale di esso, subito prossimal-

---

[1]) Per la larva adulta cfr. p. es. Naue '**90** p. 153.

[2]) Ciò vale anche per le larve di *Xenopus*. Cfr. Beddard '**94** p. 107.

[3]) Questo fatto basta ad escludere l'ipotesi che si potrebbe fare che la regione caudale dell'origine dorsale della plica opercolare sia anch'essa di natura ioidea, basandosi sulla posizione della parte dorsale del mesoderma del branchiomero ioideo, non solo rostrale, ma anche dorsale alle prime fessure branchiali. Cfr. in proposito anche p. 117 e p. 159 nota 1. e Spemann '**98** tav 28 fig. 4.

mente alla origine delle appendici branchiali, cioè morfologicamente internamente e rostralmente a queste e realmente invece dorsalmente, ed esternamente a causa della rotazione dei branchiomeri postioidei che si è ulteriormente accentuata come vedremo in seguito. Dal paragone delle Fig. 23, 24, 45 e 53 risulta poi anche che in questo modo la linea di origine di questa parte della plica opercolare si allontana di molto dal branchiomero ioideo e dal decorso del IX che continua a seguire la direzione che aveva la parte dorsale ora scomparsa della 1ª tasca entodermica postioidea, essendo intervenuto ad allontanarli il notevole accrescimento della parte dorsale del primo branchiomero postioideo [1]).

A chi guardi il girino solo dalla parte ventrale (Fig. 8), può sembrare che i branchiomeri siano meno visibili di prima solo per lo sviluppo della plica opercolare latero-ventrale di cui abbiamo ora parlato; e difatti questa è l'impressione ehe si ricava dalle descrizioni finora date, basate quasi esclusivamente appunto su tali vedute dalla parte ventrale.

Invece questo fenomeno non ha che solo una parte nella formazione della cavità peribranchiale, che è dovuta anche molto ad altri fenomeni che ora esamineremo.

Considerando infatti le Fig. 7 e 53 si vede chiaramente come si sia andata accentuando la rotazione dei branchiomeri in modo tale che i termini prima progressivamonte più rostrali sono ora progressivamente più esterni e quindi ricoprono i successivi a chi li guardi di lato. Essi inoltre hanno subita anche una rotazione delle loro estremità ventrali in direzione rostrale, accentuando cioè ancora maggiormente quella inclinazione rostrale del loro margine che avevamo già vista accennata nello stadio precedente. Naturalmente questo fatto, come si vede specialmente bene dalla Fig. 8, contribuisce a favorire la ricorpertura della loro regione ventrale da parte della plica opercolare lateroventrale.

Questo mutamento di direzione dei branchiomeri postioidei, (al quale non partecipa affatto il branchiomero ioideo), ha per conseguenza, come abbiamo già accennato al suo inizio, una ulteriore e notevole rotazione della linea che congiunge le estremità dorsali dei branchiomeri, attorno alla sua estremità caudale posta a livello del solco branchio-addominale, in modo che tale linea, da

---

[1]) Cfr. anche p. 217 nota, per la discussione delle affermazioni dei diversi autori intorno al rapporto fra la plica opercolare e le diverse regioni del capo.

rostro-caudale che era, finisce ora con dirigersi molto fortemente anche verso l'esterno.

Ciò è evidente anche nella Fig. 39, che è però specialmente interessante perchè ci dimostra anche quale è con ogni probabilità la causa di questi gravi mutamenti di rapporti fra i branchiomeri.

Infatti, confrontando le Fig. 38 e 39 subito si nota come si è andato allargando il campo mesobranchiale fra le estremità ventrali dei branchiomeri postioidei, che ora ha assunto forma nettamente triangolare con apice mediano caudale. Ciò significa che vi è stato un aumento notevole delle sue dimensioni trasversali più nella regione rostrale che nella caudale, e, poichè immutati restano i rapporti mutui dorsali, ciò ha per conseguenza di fare assumere ai branchiomeri postioidei appunto quell'andamento rostrale-ventrale e quella posizione più esterna dei termini più rostrali rispetto ai più caudali, che abbiamo precedentemente notata.

Ma questi mutamenti di rapporti non sono i soli che subiscono i branchiomeri postioidei in questo stadio. Infatti come si può notare specialmente nelle Fig. 7 e 24 la linea che congiunge le estremità dorsali di questi branchiomeri è diretta oltre che esternamente, anche ventralmente, onde, come risulta specialmente dalla Fig. 33, l'inclinazione mediale dei branchiomeri postioidei è più notevole di prima ed essi si vengono a trovare più nella regione ventrale del capo che in quella laterale come era inizialmente. Ora questo fatto non può essere in relazione con i fenomeni del campo mesobranchiale testè analizzati, ma con altri [1]).

Le Fig. 24 e 53 ci permettono invece di considerare, come questo mutamento nella direzione del limite dorsale dei branchiomeri postioidei sia in relazione con l'accrescimento sempre maggiore della regione dorsale rostrale del primo branchiomero postioideo, e propriamente della zona compresa, ventralmente fra la linea di origine della parte più dorsale della plica opercolare latero-ventrale e la linea di origine delle appendici branchiali più dorsali, e dorsalmente fra il margine ventrale della capsula otica ed il decorso del IX (cfr. p. 164).

---

[1]) In piccola parte questi fenomeni possono essere resi anche più visibili, dalla maniera di formazione delle appendici branchiali esterne che costituiscono come degli indici che amplificano questi mutamenti di direzione dei branchiomeri.

Infatti, come si vede dal paragone tra la Fig. 23 e la Fig. 24, mentre prima il IX decorreva non molto lungi dalla zona di origine delle appendici branchiali, ora invece la distanza fra queste due parti è cresciuta notevolmente e questo, come risulta specialmente dall'analisi della topografia degli organi negli stadii successivi (cfr. Fig. testo), tanto per uno spostamento in direzione dorsale della parte distale del tronco del IX, quanto, in parte molto maggiore, per uno spostamento in direzione ventrale del margine del I° branchiomero postioideo. Questa nuova area che viene così a prendere posto sulla regione laterale del capo, corrisponde a quella parte della regione del primo branchiomero postioideo, che morfologicamente è rostrale e dorsale e che invece finisce con l'essere prevalentemente esterna per le ragioni precedentemente dette. Questa regione contribuisce molto alla costituzione della parete laterale della camera branchiale che finirà col costituirsi nella regione ventrale della parte caudale della cavità faringea (cfr. spec. Fig. 53).

Nonostante questa inclinazione della linea ideale congiungente le estremità dorsali dei branchiomeri postioidei per cui essa da una direzione rostrale iniziale è passata ad una direzione rostrale-laterale-ventrale, pure è ancora facile convincersi dalla Fig. 7 che il limite più dorsale del seno peribranchiale è sempre formato appunto da questa linea. Quantunque ormai per la rotazione dei branchiomeri sopra analizzata, non sia più visibile dall'esterno che solo un piccolo tratto della parte più dorsale del primo postioideo, uno molto minore del secondo e quasi nulla del terzo, pure è evidente che, appunto per la rotazione avvenuta, sono esposti verso l'esterno, in questa regione che limita dorsalmente ed un poco rostralmente il seno peribranchiale, oltre che le estremità dorsali propriamente dette, anche una frazione della superficie morfologicamente rostrale della parte più dorsale dei branchiomeri, rapidamente decrescente per i termini più caudali della serie. Ciò, come si comprende, è naturale effetto della diminuizione assoluta delle dimensioni dei branchiomeri successivi e del loro mutuo ricoprimento laterale dovuto alla rotazione esterna dei termini più rostrali (cfr. anche Fig. 53).

La plica opercolare latero-ventrale, che pure, come abbiamo testè visto, in questa parte più dorsale sorge su di un territorio che non appartiene più al branchiomero ioideo, ma al primo po-

stioideo, non giunge punto ad estendersi fino alla estremità dorsale nemmeno dello stesso primo branchiomero postioideo.

Ma ciò che in questo stadio è degno della massima attenzione in questa regione è il fatto dell'avvicinamento grandissimo fra tale limite dorsale del seno branchiale e la parete dell' addome, per l'accentuamento progressivo dei fenomeni che anche nello stadio precedente ne avevano diminuita la distanza assoluta, cioè la rotazione del margine dorsale dei branchiomeri di cui abbiamo testè parlato, e l'aumento sempre più notevole delle dimensioni trasversali della regione addominale. Questo ravvicinamento poi è ulteriormente e non poco favorito anche dal fatto che tanto nella regione posta subito dorsalmente ai branchiomeri postioidei quanto sulla parete addominale corrispondente, si sviluppa e si accentua un notevole edema fisiologico del connettivo sottocutaneo, per il quale la cute rimane anche in connessione molto più lassa di prima con i tessuti sottostanti, onde più facilmente può subire spostamenti indipendentemente da questi.

Quanto alle pareti interne del profondo seno peribranchiale, specialmente dalle Fig. 23 e 24 risultano i rapporti topografici attuali. Esattamente in direzione interna il seno peribranchiale è limitato dalle pareti laterali della regione pericardica, la quale, per l'ulteriore aumento volumetrico del pericardio, sporge, ventralmente alla regione branchiomerica, anche alquanto all'esterno del limite ventrale dei branchiomeri postioidei, che vengono quindi ad essere anche più profondamente infossati. Questa parete ventralmente si continua ininterrottamente con la lamina interna della plica opercolare latero-ventrale di cui abbiamo parlato all'inizio dell'esame di questo stadio e per la quale abbiamo visto che la sua linea di origine nella parte ventrale si estendeva appunto sulla regione pericardica. Caudalmente invece la parte pericardica della parete della cavità peribranchiale, si continua, ma con un angolo di inflessione nettissimo, con la parete interna e caudale del seno, che è costituita dalla parte rostrale della parete della grande bozza addominale, che è diretta molto fortemente in direzione latero-mediale. Ciò é dovuto al fatto che al livello dell'antico solco branchio-addominale non si è verificato nessun aumento di dimensioni, mentre questo si è verificato in modo vistoso da un livello di poco più caudale fino alla regione addominale posteriore, onde le parti più rostrali delle pareti addominali hanno subita la stessa rotazione che subiscono le pareti di un pallone di gomma elastica

che venga rigonfiato, nelle vicinanze di un punto ove esista una legatura.

Durante questo periodo, relativamente di breve durata ma ricco di mutamenti morfologici, si verificano anche nuovi gravi mutamenti di altre regioni del corpo e di indole generale. Per i primi basterà ricordare l'apertura della bocca; l'inizio del grande accrescimento in lunghezza dell'intestino medio al quale abbiamo anche accennato; l'aumento notevole di dimensioni della capsula acustica ed il grandissimo accrescimento della coda che appunto a quest'epoca acquista il suo notevole sviluppo dorsoventrale.

Mutamenti di indole generale poi, sono il progressivo differenziamento dei tessuti, che abbiamo notato anche nelle dissezioni, e che fisiologicamente si esplica specialmente con il cambiamento della posizione di riposo del girino, da laterale a ventrale e con l'inizio dei movimenti volontarii, che prima compaiono a lunghi intervalli e durano breve tempo, e poi divengono più frequenti e di più lunga durata, acquistando anche un aspetto di maggiore « volontarietà ».

Connesso con tutti questi fenomeni, (coi quali probabilmente è anche in uno stretto rapporto causale), è quell'aumento notevole dei liquidi organici, sul quale abbiamo più volte richiamata l'attenzione per la morfogenesi della regione peribranchiale, che si verifica poco dopo la fuoriuscita dell'embrione dal guscio gelatinoso, e dal quale dipende la trasformazione dell'aspetto generale del girino da asciutto per così dire, in edematoso, in modo del tutto fisiologico.

3. Dal primo inizio della chiusura del seno peribranchiale alla formazione dello spiracolo.

Con lo stadio rappresentato nelle Fig. 9, 25, 34, 46 si può chiudere un altro capitolo dell'evoluzione di questa regione e dal quale se ne inizia un altro, poichè esso è l'ultimo nel quale ancora si può parlare di una regione branchiomerica esterna mentre già si sono iniziati i fenomeni per i quali la regione posta dorsalmente ai branchiomeri più caudali diviene continua con la parete addominale prossima.

Per ora il seno peribranchiale comunica però ancora ampiamente con l'esterno in direzione laterale e specialmente ventrale, benchè l' apertura sia anche più ristretta che nello stadio precedente, per l'ulteriore accrescimento caudale della plica opercolare latero-ventrale, visibile specialmente nella Fig. 34, nonchè per l' ulteriore accentuarsi degli altri fenomeni analizzati nello stadio precedente.

Infatti la direzione dei branchiomeri postioidei è anche meno di prima ventrale ed invece più rostrale, la posizione dei più rostrali è anche più esterna rispetto ai più caudali, ed inoltre l'estremità dorsale specialmente del primo postioideo si trova ad un livello più ventrale di prima. Questi mutamenti sono resi più manifesti dal fatto che mentre nello stadio precedente le appendici branchiali più dorsali erano dirette ancora caudalmente e verso l'esterno, ora sono dirette invece quasi esattamente in direzione ventrale [1]).

Questi fenomeni sono in relazione, e molto probabilmente in relazione causale, con l'ulteriore notevole progresso di ciò che contemporaneamente si verifica nel campo mesobranchiale, nella regione mediana ventrale e nell' area posta dorsalmente e rostralmente all'origine delle appendici branchiali del primo branchiomero postioideo.

Per ciò che riguarda la prima parte, infatti, basta dare un'occhiata alla Fig. 40, confrontandola con la Fig. 39 per essere colpiti dalla gravità del mutamento avvenuto e per comprenderne le necessarie conseguenze morfogenetiche. Infatti, ciò che inizialmente era una piccola area ipobranchiale a decorso caudo-rostrale e che in seguito si era trasformata in un'area triangolare ad apice caudale, ora invece ha ulteriormente progredito nel suo slargamento rostrale, in modo che le due congiungenti ideali le estremità ventrali dei branchiomeri, si comportano fra di loro come le stecche estreme di un ventaglio che si apra. Le conseguenze di questo fenomeno, alle quali abbiamo accennato anche nello stadio precedente, si possono chiaramente vedere nelle Fig. 40 e 46: le estremità dorsali dei branchiomeri più caudali, già molto prossimi alle pa-

---

[1]) Nei caso verosimile che le fibre del m. subbranchialis del girino adulto siano da riferire appunto al primo branchiomero postioideo, diverrebbe in questo modo concepibile, anche senza accrescimenti secondarii, la ragione del loro decorso ventralmente alla cavità peribranchiale.

reti addominali, ora che queste sono anche più rigonfie di prima, finiscono col venire a contatto con queste. Così avviene che la parte più caudale della regione posta dorsalmente ai branchiomeri postioidei individualizza, con la regione cutanea prossima (che ricopre il pronefros), il primo accenno del diverticolo più dorsale della futura cavità peribranchiale. (cfr. Fig. 25, 40 e 46) [1]).

Naturalmntee questo fenomeno ha anche una influenza notevole sull' aspetto esterno del girino. Infatti, mentre nello stadio precedente la regione dorsale dei branchiomeri formava per un tratto abbastanza notevole il limite dorso-rostrale del seno peribranchiale, ora invece questo tratto è ridotto ad una minima estensione, e non ha nemmeno quasi più individualità propria. Si può dire infatti che tale regione ora non costituisca più che un arco che raccorda quasi perfettamente l' estremità dorsale della plica opercolare latero-ventrale con l'arco cutaneo che costituisce il margine ventrale ed esterno del diverticolo dorsale ora formatosi col concorso della parte più caudale del margine dorsale dei branchiomeri e della cute delle pareti addominali prossime.

Sono però ancora riconoscibili perfettamente in questo tratto le regioni più dorsali del primo ed anche del secondo branchiomero postioideo ed a questo proposito è opportuno insistere ancora sul fatto ehe nemmeno ora, nonostante l' ulteriore notevole estensione dorsale della plica opercolare latero-ventrale, l'estremità dorsale di questa raggiunge il limite dorsale del primo branchiomero postioideo nonostante che ad esso sia prossimo. Possiamo dunque conchiudere, ravvicinando ciò che abbiamo ora detto con quanto abbiamo visto verificarsi nella formazione del diverticolo più dorsale della futura cavità peribranchiale, (che ha avuto per effetto la inclusione della estremità dorsale del terzo branchiomero postioideo e sta per includere pure quella del secondo), che l'inizio dell' adesione dei contorni del seno peribranchiale non è effetto della ricopertura delle estremità dorsali dei branchiomeri postioidei da parte della plica latero-ventrale, ma della diretta riunione di tali estremitá con la parete addominale.

Con ciò che è avvenuto nella regione più dorsale e caudale della regione branchiomerica, è stata interrotta la continuità assoluta che prima esisteva, fra la regione più dorsale del corpo posta caudalmente alla capsula otica e la regione più ventrale posta a

[1]) Cfr. anche p. 190-1.

livello della regione cardiaca, mediante l'avvallamento continuo del solco branchio-addominale. Attualmente infatti tale solco ha un netto limite dorsale per l'individualizzazione del recesso più dorsale della futura cavità peribranchiale che si va formando. Götte ('75 p. 676) è stato l'unico autore che si sia occupato dei fenomeni che si verificano verso quest'epoca in questa regione, ma egli descrive ciò come una ulteriore estensione caudale della plica opercolare che non segue più l'ultimo branchiomero infossato profondamente fra il capo e il tronco « sondern umzieht diese ganze Bucht von oben und dann hinter ihr ». Come abbiamo visto però a questo stadio iniziale non esiste continuità fra la plica opercolare latero-ventrale e ciò che si verifica nella regione dorsale caudale, dove anzi il fenomeno comincia proprio per la regione dorsale del branchiomero più caudale. Dall' analisi sperimentale dei fattori della morfogenesi, poi, vedremo che non è esatto parlare qui di una plica come dell'entità morfologica dal cui accrescimento dipendono i fenomeni, nonostante che, in condizioni artificialmente anomale questa apparenza possa essere anche più evidente che nello sviluppo normale.

Due altre metamorfosi importanti verificatesi dallo stadio precedentemente esaminato, possono riconoscersi confrontando le figure 24 e 25; 33 e 34. La prima riguarda l'accrescimento caudale della plica latero-ventrale, che è molto progredito, come risulta dal fatto della distanza assoluta molto maggiore fra il suo margine libero caudale ed il margine caudale del muscolo subhyoideus che tutto tende a far credere abbia conservato durante questo periodo la stessa posizione. Ciò del resto poteva anche riconoscersi dal fatto che il margine caudale della plica opercolare non ha assunta direzione ventrale-caudale, nonostante che la sua estremità mediale si spinga ora multo più medialmente di prima, procedendo sempre lungo quella linea diretta medialmente, ventralmente e caudalmente di cui abbiamo parlato a pag. 173. Naturalmente ciò ha per conseguenza che quell'iniziale recesso notato negli stadii precedenti, che si era formato nella regione rostrale-ventrale fra le estremità ventrali dei branchiomeri postioidei e la plica opercolare latero-ventrale, si è ora trasformata in una profonda sacca, che non comunica più con l'esterno che mediante lo spazio interposto fra la parete addominale ed il margine caudale della plica latero-ventrale. In questo modo, come si vede, si è costituita quasi pefettamente la parete ventrale delle due future cavità branchiali laterali, per a-

zione della plica opercolare latero-ventrale. È opportuno però notare ancora che nemmeno ora, nonostante questa notevole estensione di tale plica, il fenomeno fa l'effetto di un vero accrescimento, ma piuttosto di un adattamento della cute circostante, ai mutamenti di rapporti dei branchiomeri ed a ciò che si verifica nella regione circostante. Come vedremo in seguito, l'analisi sperimentale dei fenomeni tende a confermare questo ordine di idee.

Da quanto abbiamo detto risulta che il seno peribranchiale a quest'epoca è già trasformato in fondi ciechi (senza considerare le fessure branchiali), tanto in direzione dorsale quanto in direzione rostrale-ventrale. Fra queste due direzioni invece esso è ancora in aperta comunicazione con l'esterno in direzione laterale e propriamente verso quella regione dove, come abbiamo visto, il seno è ancora limitato dalle estremità dorsali del primo ed anche del secondo branchiomero postioideo. Ma, anche per ciò che riguarda questa regione sono da considerare dei mutamenti che solo tra poco faranno sentire la loro azione morfogenetica. Si tratta, come ho precedentemente accennato, di ciò che si è verificato nella regione dorsale-rostrale, specialmente del primo branchiomero postioideo. Come si vede dalla Fig. 25 specialmente confrontandola con la Fig. 24 il fenomeno di cui abbiamo parlato a p. 176 di allontanamento del margine del seno peribranchiale dalla linea di decorso del IX si è ancora accentuato, e molto notevolmente, tanto che oramai senza la serie di disegni degli stadii successivi, sarebbe quasi impossibile riconoscere nei rapporti attuali quelli più tipici dei primi stadii. Ancora una volta, l'analisi della topografia degli organi negli stadii successivi ci dimostra (cfr. Fig. testo), che l'aumento di distanza facilmente constatabile è dovuto ad un ulteriore spostamento rostrale dorsale della parte distale del IX, ma per maggior parte (ciò che a noi specialmente interessa), per uno spostamento ventrale dell'estremità dorsale del primo branchiomero postioideo. Questo fenomeno, come si comprende, ha come effetto di accentuare ancora più la rotazione laterale-ventrale-caudale dell'estremo rostrale della congiungente le estremità dorsali dei branchiomeri postioidei, favorendo notevolissimamente l'avvicinamento di questa regione alla parete addominale, con la quale più dorsalmente già è andata diventando continua.

Il capitolo della storia dell'evoluzione dell'apparato opercolare degli Anuri che ora comincia, cioè quello della chiusura della cavità peribranchiale, è stato descritto dagli autori precedenti con una

ampiezza relativamente maggiore, benchè in modo spesso non poco inesatto, specialmente per insufficiente osservazione degli organismi in toto.

Grande è la importanza di questo processo di chiusura della cavità peribranchiale perchè esso rappresenta un fenomeno che negli altri ittiopsidi solo rarissimamente ed imperfettamente si verifica mentre invece esso pare che si trovi costantemente verificato in tutti i tetrapodi.

Scarsa però è la importanza di questo stadio per ciò che riguarda quelle modificazioni dei rapporti mutui fra le varie parti, che tanto contribuiscono alla morfogenesi della regione, poichè nelle linee generali questi rapporti rimangono quali li avevamo testè esaminati. Più che altro quindi abbiamo ora a che fare con adattamenti secondarii ad una condizione di cosa già prodotta da cause di altra natura.

Avevamo già visto infatti che, lateralmente, il limite dorsale della plica opercolare latero-ventrale, estendendosi sempre di più sulla superficie del 1° branchiomero postioideo rivolta verso l'esterno ne aveva quasi raggiunta l'estremità dorsale, e già tendeva a raccordarsi in modo continuo con quella plica opercolare che si era appena iniziata con la saldatura della regione dorsale dei branchiomeri più caudali con la parete addominale prossima.

Ciò che era appena accennato, nella Fig. 9 si vede invece realizzato nella Fig. 10. La estremità dorsale della plica latero-ventrale e l'estremità rostrale della plica dorsale-caudale non formano oramai più che una curva continua. Così tutta la regione branchiomerica, dall'estremità dorsale dei branchiomeri più caudali alla loro estremità ventrale è circondata da una plica, che delimita al disotto di se un seno, molto profondo nella regione laterale ventrale, già abbastanza profondo anche all'estremità dorsale-caudale della regione, e solo poco nella regione intermedia laterale. In tale punto infatti, corrispondente all'estremità dorsale del primo branchiomero postioideo, il seno si è solo ora formato, come si vede specialmente bene dalla Fig. 47 per il lato destro, ed anche dalla Fig. 26 che rappresenta lo stato del lato sinistro dove le cose procedono già un po' più lentamente. La poca profondità di questa regione della plica opercolare è provata del resto anche dalla Fig. 10 giacchè anche in questa sono ancora visibili le basi delle appendici branchiali più dorsali del primo branchiomero postioideo [1]).

[1]) Questo è lo stadio in cui apparentemente l'apparato opercolare delle

Come dalla Fig. 26 così anche dalle sezioni, specialmente frontali e trasversali, si riconosce (benchè con molto minore evidenza e con molta maggiore difficoltà che dalle dissezioni), che tutta la regione della plica opercolare saldatasi fino ad ora con le pareti addominali, appartiene esclusivamente a tutti i tre branchiomeri postioidei, e che quindi per questa parte l'arco ioideo non vi concorre punto. La notevole distanza poi esistente fra la capsula otica e la linea di origine di questa parte della plica opercolare, ma specialmente il fatto che l'adesione si è iniziata proprio all'estremo caudale della regione branchiomerica, molto più caudalmente della capsula otica, permettono di non tener conto della possibile esistenza di residui dell'arco ioideo più caudali. Tale ipotesi, che sarebbe erronea per questa plica cutanea tanto lontana, è da ricordare solo perchè essa invece non è perfettamente esclusa nella interpretazione della morfologia della columella (cfr. p. 159 nota 1).

Benchè dalle dissezioni a quest'epoca ne sia visibile solo un minimo accenno, (cfr. il decorso del margine dorsale-caudale della cavità peribranchiale nella parte destra della Fig. 47) pure proprio questo è il momento in cui si verifica il fenomeno più strano di tutta l'evoluzione morfologica d iquesta regione negli Anuri faneroglossi, cioè la inclusione dell'arto anteriore nell' interno della cavità peribranchiale. Infatti, come è chiaramente visibile dalla Fig. 29 che rappresenta l'interno della cavità peribranchiale alla fine nel processo di chiusura, l'arto che solo allora comincia a manifestarsi come un piccolo tubercolo, è posto al limite ventrale del pronefros, pochissimo caudalmente rispetto al fondo del solco branchio-addominale [1]).

La sua posizione quindi viene a corrispondere ad una regione del tronco rivolta quasi rostralmente anzichè lateralmente, a causa del grande rigonfiamento della cavità addominale di cui abbiamo già parlato, ciò che contribuisce a farlo trovare più internamente della linea di adesione al tronco della regione dorsale dei branchiomeri postioidei di cui abbiamo parlato. A questo proposito è opportuno ripetere ancora, che, per i fattori precedentemente analizzati,

---

larve di Anuri rassomiglia di più a quello dei Teleostei, ed appunto per questo momento è stato fatto tale paragone da diversi autori (Rusconi **'26** p. 16; Von Baer **'28** p. 228; Rathke **'32** p. 90; Whitney **'67** p. 15; Héron-Royer **'79** p. 234 etc.). Per gli Aglossi cfr. anche p. 216 nota 2.

[1]) cfr. Remack **'55** p. 156; Götte **'75** p. 676 ed anche Braus **06** p. 543; **09** p. 165 e Dürken **'11** p. 198.

le estremità dorsali dei branchiomeri più rostrali hanno subito una forte rotazione verso l'esterno negli stadii precedenti, riconoscibile anche nelle sezioni trasversali (Fig. 58) per il fatto che per ciò appunto in una sola sezione è possibile incontrare tutti i branchiomeri postoidei. Quindi i due fattori: addominale e branchiomerico concorrono a produrre le condizioni necessarie perchè la regione donde si svilupperà l'arto toracico venga ad essere posta nell'interno della cavità peribranchiale.

La Fig. 60 che, essendo una sezione trasversale non può mostrare tutti i rapporti con le varie parti, mostra però chiaramente il primo addensamento mesodermico corrispondente all' arto già formato e non ancora ricoperto dalla parte della plica opercolare posta dorsalmente ad esso, ma circondato da una regione ricoperta da un epitelio cutaneo che già comincia a differenziarsi come rivestimento della cavità peribranchiale dal resto della cute che resterà all'esterno [1]). Ciò ha importanza per l' analisi delle cause della formazione del sacco branchiale transitorio dei giovani girini di *Xenopus* di cui parla Bles ('**05** p. 817).

Questo fenomeno dell'inclusione della regione dell'origine dell'arto, nonostante la sua stranezza ha richiamata l'attenzione soltanto di Götte (**75** p. 676) che, incidentalmente, lo considera dovuto ad ulteriore estensione sull' addome della plica opercolare, e di Jordan ('**88**) che, pur avendo questo come tema principale del suo lavoro, non dedica a questo momento essenziale del fenomeno quasi nessuna parola.

Anche in relazione di questi fenomeni che ora qui si verificano, diviene concepibile il comportamento della linea laterale più ventrale delle larve di anuri. Mentre infatti tutte le linee laterali sogliono avere un decorso completamente sottocutaneo (come si comprende data la loro origine dimostrata da Harrison '**03**), tale linea invece non raggiunge la pelle esterna che solo al limite caudale della cavità peribranchiale [2]). Basta però considerare il fatto che per le ragioni ora dette una notevole parte della parte rostrale della regione laterale delle pareti addominali viene inclusa nella cavità peribranchiale, per persuadersi che questo appunto doveva

---

[1]) La differenziazione dell'area cutanea dell'arto anteriore degli Anuri nell'interno della cavità peribranchiale sulla quale ho richiamata l' attenzione in una nota preliminare (cfr. P. Della Valle '**13**), comincia a comparire ad un'epoca molto più tardiva, ed è specialmente evidente verso gli ultimi stadii della vita larvale.

[2]) Cfr. Götte '**75** p. 673 e Wintrebert '**11**.

essere il comportamento di tale linea laterale che tipicamente decorre ventralmente all'arto anteriore anche negli Urodeli (cfr. KINGSBURY '95). Ciò del resto è dimostrato nel modo più evidente dal fatto che nello *Xenopus*, in cui l'arto si trova all'esterno della cavità peribranchiale, tale linea laterale lo circonda appunto dalla parte ventrale (cfr. BLES '05 tav. 41 Fig. 25).

Altrettanto interessante quanto ciò che è avvenuto per la regione laterale, è la modificazione dell'aspetto della regione ventrale mediale della plica opercolare (cfr. Fig. 11).

A p. 173 avevamo visto come nello stadio rappresentato dalla Fig. 8 esistessero ancora due pliche, ancora lontane l'una dall'altra sulla linea mediana e con margini diretti obliquamente in direzione ventrale caudale mediale. Da quell'epoca ad ora è continuata la progressiva estensione della linea di origine della plica in tale direzione, e questa linea è andata così contornando da lontano l'organo adesivo posto medialmente, ed è andata allontanandosi dalla direzione del muscolo subhyoideus tanto più quanto più medialmente si spingeva. Ma, procedendo in questa direzione da ambedue i lati, necessariamente doveva verificarsi il fenomeno che ora osserviamo, cioè che le due pliche latero-ventrali sono diventate continue l'una con l'altra sulla linea mediana ventrale, ad un livello posto poco caudalmente all'estremità caudale degli organi adesivi che profondamente corrisponde (come risulta dalla Fig. 35, che rappresenta una dissezione ventrale di uno stadio di poco posteriore), quasi al limite caudale della regione pericardica ventrale.

Questo modo di comportarsi della linea di origine iniziale della plica opercolare ventrale (riconoscibile ora come linea di ripiegamento della lamina interna di tale plica), per cui essa, decorrendo in ambedue i lati in direzione caudale-ventrale-mediale, lateralmente si trova al livello del m. subhyoideus e, nella regione mediana ventrale si trova molto lontana caudalmente da esso, ha grande importanza morfologica.

Infatti, quantunque anche al livello del m. subhyoideus l'appartenenza della regione mediana ventrale al branchiomero ioideo non sia completamente sicura, pure è senza paragone più probabile che non al livello della regione pericardica caudale. Abbiamo quindi nella regione mediana ventrale una plica opercolare che profondamente non solo non corrisponde al branchiomero ioideo, ma addirittura ad una regione mesodermica post-branchiomerica. Ciò del resto non è che nuova riprova di ciò che abbiamo visto nella re-

gione dorso-laterale al limite del branchiomero ioideo verso i branchiomeri più caudali, cioè della scarsissima correlazione esistente fra la morfologia degli organi sottoposti e la differenziazione della plica opercolare cutanea.

Quanto al decorso obliquo caudale-mediale-ventrale della linea di origine della plica, ciò potrebbe forse anche avere importanza morfologica paragonandolo al comportamento tanto diverso della plica opercolare ventrale della larva degli Urodeli alla quale in questo momento il girino apparentemente somiglia (cfr. anche Rathke **'32** p. 90 ed Héron-Royer **79** p. 234). Come abbiamo accennato anche a p. 154 potrebbe infatti essere anche verosimile che l'andamento della linea di origine della plica opercolare ventrale, non trasversale dall'una all'altra estremità ventrale delle due fessure io-branchiali (come è negli Urodeli), potesse essere in relazione con la esistenza, proprio in tale regione, degli organi adesivi che tanto fortemente influenzano l'ectoderma durante tale stadio, e che a quanto pare, esistono in forma più o meno ridotta in tutti gli Anuri [1]) e mancano negli Urodeli.

Molto probabilmente in relazione con quanto abbiamo ora detto è il fatto che, diversamente da ciò che si verifica nello sviluppo di tutti gli altri tetrapodi, nelle larve degli Anuri, la regione mediana ventrale della plica opercolare non raggiunge che uno sviluppo poco notevole, cioè solo quanto basta per la formazione della

---

[1]) Come è noto i girini di *Xenopus* sono anche essi forniti transitoriamente di organo adesivo (cfr. Beddard **94** p. 101) ventrale impari (Bles **05** p. 803, 806 fig. 9-19), contrariamente a quanto avevano affermato Parker (**76** p. 626) e Leslie (**90** p. 71), onde cade la supposizione di Boulenger (Leslie **90** p. 70), che i noti prolungamenti esistenti ai due estremi della bocca della larva di questo aglosso (che del resto appartengono all'arco mandibolare) ne fossero gli omologhi. Così pure è inesatta l'affermazione di Thiele (**87** p. 68) che la larva di *Alytes* ne sia priva, perchè Héron-Royer (**83** p. 433) ne parla, sia pure come di organi molto atrofici. L'unico anuro in cui secondo osservazioni recenti mancherebbero organi adesivi nella larva, sarebbe la *Phillomedusa hypocondrialis* (cfr. Budgett **99** p. 319 e 325), ma anche per essa, in base alle fig. 21 e 23 dello stesso Budgett si potrebbe pensare che ciò che è segnato come h', invece che la bozza pericardica, non potesse essere organo adesivo ventrale impari. È da ricordare anche a proposito degli organi adesivi che, come ha dimostrato Thiele (**87**), la forma di due macchie glandolari ai lati della bocca sono derivate rispetto a quelle impari, per residuo secondario delle sole due estremità rostrali della tipica forma a V. Quanto all'opinione di Sawadsky (**11** p. 376) che si tratti di formazioni di derivazione entodermica, credo che essa manchi completamente di base per gli Anfibi.

parete ventrale del futuro canale di comunicazione fra la cavità branchiale di destra e quella di sinistra (cfr. Fig. 35). Dalla Fig. 29 risulta anzi che tale parete ventrale è anche meno estesa della parete dorsale per il fatto che la regione pericardiaca che forma la parte rostrale di questa, forma un angolo con la parte caudale formata dalla regione addominale.

Al momento della saldatura della parte ventrale della plica opercolare e negli stadii immediatamente successivi (in cui normalmente sono ancora bene riconoscibili gli organi adesivi), si potrebbe credere dall' esterno, che tale parte della plica opercolare si sia accresciuta di molto. Infatti, mentre inizialmente (cfr. p. 154) la linea di origine della plica seguiva molto da vicino il margine caudale degli organi adesivi, ora invece l'estremità caudale di questi è molto lontana dalla linea di adesione alla plica opercolare ventrale. Le dissezioni dimostrano evidentemente che un accrescimento della plica non vi è stato, ma bensì forse uno spostamento relativo rostripeto degli organi adesivi, per un accrescimento tardivo della zona cutanea compresa fra il loro limite caudale e la linea di origine della parte ventrale della plica opercolare, accrescimento che molto probabilmente è correlativo alla formazione del grande intervallo fra il branchiomero mandibolare e l' ioideo nella regione ventrale. Si deve anche notare che l' atrofia degli organi adesivi si inizia in generale negli Anuri proprio in quest' epoca e procede dalla loro estremità mediale ventrale caudale (cfr. Thiele '87).

Uno sviluppo alquanto maggiore della regione mediana ventrale della plica opercolare, si verifica però anche in questi tetrapodi nei quali non esiste un vero collo, all' epoca della loro metamorfosi dalla forma larvale all'adulto, correlativamente allo spostamento relativo caudale della regione cardiaca, che avviene appunto in tale epoca, come vedremo studiando in un successivo lavoro la morfogenesi della regione durante tale periodo.

Come si vede dalla Fig. 11, ormai il limite della plica opercolare non decorre nemmeno più in direzione caudale-ventrale-mediale, ma solo ventrale mediale, e questo, come si vede specialmente dalle Fig. 26, 27 è effetto oltre che dell' ulteriore rotazione caudale delle estremità dorsali dei primi branchiomeri postioidei anche dello sviluppo della plica opercolare (quasi esclusivamente cutanea) maggiore ai lati anzichè sulla linea mediana.

Completata così la inclusione della regione branchiomerica dalla parte dorsale rostrale e ventrale per parte della formazione opercolare, non resta più che il completamento della chiusura definitiva del seno nel quale essa è stata ricacciata, mediante il saldamento della plica opercolare con le pareti addominali prossime. E questo saldamento non è che l' ulteriore estensione di quello stesso processo che abbiamo visto iniziarsi all' estremità dorsale caudale della regione branchiomerica, ed ulteriormente progredire in seguito.

La Fig. 12 ci dimostra tale fenomeno notevolmente avanzato, anzi addirittura quasi completato per ciò che riguarda il lato destro del corpo. Come abbiamo anche precedentemente accennato, però quest'adesione avviene in un modo sui generis. Infatti tanto l'epitelio del corpo che si va differenziando per divenire pelle esterna, quanto l' epitelio che si va invece differenziando in modo tanto diverso per divenire la parete della cavità peribranchiale, si comportano come due lamine liquide distinte che tendano ciascuna per conto suo a raggiungere il minimo di sviluppo di superficie possibile in quelle determinate condizioni. Ciò si manifesta col fatto che nella regione dove si deve immaginare che testè si sia verificata l' adesione, normalmente non si trova mai una linea per così dire di cicatrizzazione, dove si incontrino fra loro quattro superficie epiteliali, ma invece subito le due coppie di epiteli identicamente differenziate divengono continue, ciascuno separandosi in modo netto dall' antica continuazione di natura diversa. Ciò che si osserva, quindi, non è una saldatura, ma un continuo progredire di una plica a margine concavo libero (cfr. spec. Fig. 27).

Naturalmente però, come risulta anche dall'analisi sperimentale dei fattori morfogenetici che faremo in un prossimo lavoro, si tratta di qualche cosa assolutamente paragonabile ad una cicatrizzazione progrediente da una estremità, come si può verificare p. es. in una ferita a margini divergenti, nella cui guarigione pure si può avere l'impressione di una plica progrediente, mentre invece quelle che finiscono col saldarsi sono le parti corrispondenti dei due lati. Ciò ha specialmente importanza per il fatto che Eckmann ('**12**) ha descritto il fenomeno della chiusura della cavità peribranchiale come effetto dell' accrescimento di una plica dalla regione laterale verso la regione ventrale. Ora ciò corrisponde solo ad una osservazione grossolana dei fenomeni normali, ed è inesatto anche assolutamente, come mostreremo nell'analisi sperimentale dei fattori della morfogenesi, nonostante che, come vedremo, la parteci-

pazione alla formazione opercolare da parte della regione dorsale dei branchiomeri postioidei, abbia grande importanza morfologica.

Poichè normalmente la differenziazione della regione che diverrà parete della cavità peribranchiale è contemporanea al momento del ricoprimento, si comprende come, specialmente nella immediata vicinanza del punto dove è già pervenuta l'adesione, anche un poco più ventralmente e medialmente la parete addominale si presenti leggermente rilevata lungo la linea che corrisponderà alla prossima adesione.

Questa apparenza è favorita dalla differenza di direzione esistente fra la regione più rostrale della regione toraco-addominale e la regione più caudale, (cfr. Fig. 59) ma sopratutto dal fatto che spesso a questo fenomeno se ne associa un altro, di importanza morfologica molto maggiore, che studieremo accuratamente nell' analisi sperimentale dei fattori della morfogenesi. Si tratta della differenzazione istologica che si stabilisce proprio verso quest'epoca, e con limiti di separazione netti, fra l'epidermide posta più caudalmente che continua ad ispessirsi diventando pelle normale e la parte più rostrale che addirittura si assottiglia per divenire il sottile epitelio che riveste la cavità peribranchiale. Ciò naturalmente contribuisce a dare l'aspetto di un gradino, e per il diverso spessore dell'epitelio realmente esistente (cfr. Fig. 59 e 60) e per il netto limite di separazione fra le due regioni di aspetto diverso. La differenza di aspetto fra le due regioni, meno visibile nel *Bufo* dove la differenziazione istologica si manifesta soltanto come leggera differenza di sfumatura della scura pigmentazione cutanea, lo è invece notevolmente di più nella *Rana esculenta* dove invece tale differenziazione diviene tosto visibile, perchè, mentre la parte caudale assume l' aspetto caratteristico verde argenteo metallico splendente con macchie brune e biancastre del girino, invece la parte più rostrale prossima a far parte della cavità peribranchiale, va diventando trasparente e lascia vedere al disotto di essa le numerose cellule pigmentarie che vi si vanno sviluppando.

Di solito la differenziazione istologica di cui abbiamo parlato non si estende che pochissimo oltre il punto al quale è giunta l'adesione dei due margini rostrale e caudale, e solo in alcuni casi di anomalie più o meno leggere suole estendersi un poco di più; ma nello sviluppo tipico non si giunge mai molto lontano [1]). Non

---

[1]) Che l'antica cute che forma le pareti della cavità peribranchiale non abbia più gli stessi caratteri quando questa si è chiusa, è stato già notato da RATHKE

è qui il caso di esaminare le cause della differenziazione di queste due ragioni sulla superficie addominale, ma voglio far qui notare soltanto, che, limitandosi alla semplice osservazione dello sviluppo normale, si dovrebbe conchiudere che questa sia causata dalla vicinanza della plica opercolare rostrale. Si potrebbe supporre in proposito che questa agisse sia per diretto contatto sia per il meccanismo dell' esclusione della parte rostrale della parete addominale dall'ambiente esterno e della continua corrente d'acqua proveniente dalle fessure branchiali, e si potrebbe trovare la riprova di ciò nella relazione della differenziazione anche alquanto più oltre dell' avvenuta saldatura in casi più o meno anomali. L' esperienza invece dimostra ancora una volta quanto siano erronee tali specie di conseguenze tratte dalla semplice osservazione.

Tutto ciò è visibile nella Fig. 12 mentre non ve n' è che un accenno appena riconoscibile nella Fig. 11. È però opportuno notare che tale aspetto della parete addominale nel *Bufo*, ed anche nella *Rana*, non è mai più pronunciato di quanto non sia rappresentato nella Fig. 12.

Non vi è dubbio che questo e non altro deve essere stato ciò che da VON BAER in poi è stato descritto come plica opercolare addominale rostripeta in questo momento dello sviluppo degli Anuri. Ciò è importante anche per il fatto che una tale plica, che non esiste nè nello sviluppo degli altri ordini degli Anfibi nè in quello di alcuna altra classe di vertebrati, avrebbe ostacolata la interpretazione morfologica di questa regione.

VON BAER ('**28** p. 229, h) parlava di una « Falte » che si innalzava verso l'epoca che stiamo esaminando « hinter den Kiemen,.... in der ganzen Breite des Bauches, und wächst dem Kiemendeckel entgegen ». RATHKE ('**32** p. 91) confermò esagerandola ancora questa descrizione di VON BAER già eccessiva, e parlò di « Falte der Cutis » che si forma « dicht hinter den Kiemen und dem Herzen, an der Bauchseite des Leibes und zwar in der ganzen Breite des Bauches bis an die oberen Enden der Kiemenöffnung......, breitet sich ein wenig nach vorne aus, und verwächst sehr bald mit dem ihr entgegenkommenden vordern Hautlappen ». Lo stesso RATHKE poi riportava questa descrizione sostanzialmente anche nel suo manuale di embriologia dei vertebrati, pubblicato postumo nel 1861.

('**32** p. 91) e più recentemente anche da BRAUS **06**. t. 17 fig. 3 e **09** p. 168. Per la condizione definitiva larvale, cfr. SCHULZE '**88** p. 54-5.

Gotte ('75 p. 677) invece non parla di una plica addominale rostripeta, ma considera invece ciò che si verifica sulla parete addominale come l'ulteriore continuazione della plica opercolare rostrale che, oltrepassata l'estremità dorsale del solco branchio-addominale circondi l'apparato branchiale anche caudalmente, in modo che il suo margine forma il limite dell'apertura di entrata allo spazio completamente ricoperto. Come si vede, questo modo di descrivere i fenomeni, pur non essendo assolutamente esatto, nè punto analizzato nel suo valore morfologico, pure, dal punto di vista obbiettivo è molto migliore dei precedenti.

Dalle affermazioni di von Baer e di Rathke derivano le descrizioni dello stesso processo, molto più inesatte di Jordan e di Naue.

Il primo parla ('88 p. 11), oltre che della plica opercolare. (che deve corrispondere alla latero-ventrale della nostra descrizione), anche di due altre. Di queste la prima, (*W* delle sue figure) a giudicare dai suoi disegni, addirittura non esiste ed è una semplice illusione dovuta allo studio esclusivo di sezioni. Essa infatti non corrisponde ad altro che alla linea in cui si verifica quel passaggio di direzione abbastanza brusco della regione addominale laterale che contribuisce ad individualizzare negli stadii avanzati in direzione mediale caudale ventrale, le due fosse destra e sinistra occupate dagli archi e dalle appendici branchiali. Ciò è visibile specialmente nella parte destra della mia Fig. 12 ed anche dalla Fig. 36. La seconda è invece proprio quella di cui avevano parlato von Baer e Rathke; Jordan afferma che essa sorgerebbe, non come voleva von Baer, da tutta la larghezza del corpo, ma solo per la larghezza corrispondente al margine esterno degli organi adesivi e che consterebbe degli stessi strati di cui consta la plica opercolare rostrale. Osserva che essa si sviluppa solo poco in modo che sembra « nur angelegt zu werden um die Verbindung des Kiemendeckels an dieser Stelle zu erleichtern ».

Pare impossibile però che egli abbia trovata perfino la causa del piccolo sviluppo di questa inesistente plica. Eppure è evidente: « Bei grösserer flächenhafter Entfaltung, könnte sie leicht, das Schwimmen des Thieres durch Umbiegen nach aussen erschweren »!

Naue ('90 p. 169-170) alla sua volta dà poi di questo fenomeno una descrizione così confusa ed inesatta da essere addirittura incomprensibile, tanto più che non è nemmeno accompagnata da

figure. [1]) Anzi quasi io sarei indotto a dubitare che lo stesso autore non abbia capito bene nemmeno lui il processo che voleva descrivere.

È bene fermare l'attenzione anche su di un altro aspetto del fenomeno dell'adesione in questo momento. Fino ad ora, come abbiamo mostrato, ciò che è avvenuto è stata un'adesione della parte dorsale dei branchiomeri postioidei con la parete laterale dell'addome. Se consideriamo ciò che invece resta ancora da aderire, vedremo, dal paragone con gli stadii precedenti studiati, che si tratta del margine caudale della plica opercolare latero-ventrale che forse morfologicamente dovrebbe essere considerata come il margine ventrale della parte cutanea del branchiomero ioideo, benchè di ciò si possa anche dubitare, come abbiamo visto a p. 187. Non si può dire che non si tratti di cose abbastanza eterogenee, eppure osserviamo proprio in questo stadio che nulla assolutamente indica questa diversità di natura dei due segmenti del margine rostrale del processo opercolare; e l'arco di raccordamento fra la parete addominale e la parete laterale del capo è, in questo momento di passaggio egualmente regolare come lo era negli stadii precedenti e come lo sarà in seguito, quando l'adesione procede fra tessuti di valore morfologico costante. Questo fatto, dovuto all'identità e continuità dei fattori morfogenetici in tutta la regione, ha molto contribuito a non far riconoscere finora la partecipazione postioidea alla formazione opercolare.

Fin dal 1738 Swammerdam (p. 818) aveva notata che la pelle del corpo circondava e ricopriva nella Rana prima il lato destro e poi il sinistro. Lo stesso confermò Rusconi (**'26** p. 15) ed anche von Baer (**'28** p. 228), e del resto è cosa della più semplice osservazione, anche ad occhio nudo.

Non può quindi non fare meraviglia il fatto di vedere dare da numerosi autori descrizioni del fenomeno per dei Levogirinidi, completamente diverse da quanto io ho costantemente osservato. Non parlerò della descrizione di Huschke (**'26** p. 616), secondo la quale l'apertura branchiale (quale?) si apre, poi si chiude, poi

---

[1]) L'errore fondamentale, secondo me, è da ricercare nel fatto che Naue ha descritto come due cose distinte un « wallartiges Gebilde » ed una « hintere Randerhebung » che invece non ne costituiscono probabilmente che una sola, e propriamente quella stessa descritta da von Baer testè analizzata.

si riapre a destra ed infine scompare, poichè, se egli considera ciò come « eine Unschlussigkeit der Natur, wie man gewiss selten im Organismus findet », noi possiamo invece essere sicuri che si tratta di incapacità di esatta osservazione. Mi riferisco invece a quanto ha affermato per il primo RATHKE (**'32** p. 91) che cioè nei girini in questione il saldamento del margine opercolare proceda da tre diversi punti, cioè dai due lati « und auch, und zwar zuerst dicht hinter dem Herzen, vor der Mitte des Kiemendecken », in modo che transitoriamente esisterebbero due aperture della cavità peribranchiale. « Zuletz » afferma RATHKE « wächst die der rechten Seite völlig zu, und die linke wandelt sich in ein kleines und rundliches Loch zu ».

Nel 1851 ECKER, pubblicando nelle sue *Icones physiologicae* alcune buone figure di prima metamorfosi di Rana, nella descrizione della fig. 29 della tav. 23, parimenti affermava che il margine dell'opercolo prima si saldava sulla linea mediana ventrale e solo in seguito si chiudeva l' apertura di destra, e questa diversità da VON BAER (oltre che da SWAMMERDAM e da RUSCONI), fu notata anche da GOETTE (**'75** p. 677).

PARKER (**'71** p. 152) incidentalmente, e più di proposito HÉRON-ROYER (**'79** p. 235) hanno dato invece una descrizione che coincide con quella dei primi osservatori: la saldatura scrive HÉRON-ROYER comincia a destra « et s'arrête un peu en avant de la partie médiane en attendant l'oblitération des branchies de gauche ; puis, celles-ci disparus, la sondure se continue en partant de l' angle latéral vers la partie inférieure et médiane où elle se complète ».

Invece JORDAN (**'88** p. 11-12), ritorna ad affermare che il saldamento avviene prima nel mezzo e solo in seguito a destra, e, per convincerne il lettore, dà anche dei disegni di sezioni sagittali (tav. I fig. 1 a-e), che però possono essere benissimo interpretate come sezioni seriali precedenti dal lato *sinistro* dove la cavità peribranchiale è ancora aperta, verso la linea mediana dove è già chiusa, cioè di uno stadio corrispondente alla nostra Fig. 13. Anche più esplicito è NAUE (**'90** p. 169-170) che parimenti afferma che per la maggiore lentezza dello sviluppo della plica opercolare ai due lati restano per un certo tempo due aperture da cui fuoriescono le appendici branchiali, fino a che quella di destra si chiude « einfach durch zusammenwachsen der sich entgegenstrebenden Hautränder ».

Non mi sarei formato così a lungo su queste differenze di descrizione, data l'evidenza e la costanza dei miei dati di osservazione, la loro perfetta coincidenza con le affermazioni di Swammerdam, Rusconi, von Baer, Parker, Héron-Royer etc., e specialmente la poca accuratezza di osservazione della maggior parte di quelli che affermavano la saldatura inizialmente mediana, se non vi fossero alcune ragioni tali da far dubitare che il processo sempre e in tutti i Levogirinidi si verifichi nel modo da me disegnato.

Prima di tutto il fatto che fra coloro che affermano tale modo di chiusura è anche Rathke, rende poco probabile l'ipotesi, che prima si presenta alla mente, cioè che coloro che tale modo di adesione sostengono, abbiano confuso lo stadio della nostra Fig. 8 con uno stadio in cui già si fosse formato il canale di comunicazione ventrale fra le cavità peribranchiali dei due lati.

In secondo luogo è da considerare che è forse possibile che in qualche caso, diverso da quelli da me osservati, anche nei Levogirinidi si verifichi il fenomeno osservato da Braus ('**09** p. 165) nel *Bombinator* (Mediogirinide), cioè che la cavità peribranchiale sembrasse esternamente completamente chiusa ed anche il forame branchiale formato, mentre le sezioni seriali mostrano « dass meistens noch beiderseits ein schräg gerichteter enger Spalt am hintersten Ende der Peribranchialhöhle offen ist », che si salda solo poco dopo la prima comparsa degli arti.

Come ultima cosa è infine da considerare che il modo di chiusura della cavità peribranchiale come è stato descritto da Rathke, renderebbe molto più facile l'interpretazione del modo di origine di quella anomalia descritta da Héron-Royer ('**84**) di un girino di *Pelobates* che aveva una apertura della cavità branchiale, di forma normale, per ciascun lato, ed anche dell'altro caso descrittto dallo stesso autore per la stessa specie di un girino con spiracolo solo a destra [1]).

Ripeto però che le mie osservazioni invece costantemente mi hanno dimostrato un progredire continuo dell'adesione dall'estremità dorsale destra alla linea mediana ventrale ed oltre, e che le dissezioni dimostrano una precoce separazione delle parti costituenti la parete della cavità peribranchiale dalle parti costituenti

---

[1]) Cfr. anche Spemann '**06**. Tale problema sarà più completamente trattato in un successivo lavoro sull'analisi sperimentale dei fattori della determinazione della localizzazione del forame spiracolare.

l'epitelio cutaneo esterno; tanto che nelle sezioni, solo raramente e solo verso la regione mediana ventrale è possibile riconoscere per un certo tempo la regione dove da poco è avvenuta la saldatura.

Del resto la riprova migliore è data dal fatto che nei girini di *Rana esculenta* (Levogirinide), che hanno appendici branchiali notevolmente lunghe ancora al momento del saldamento dell'opercolo, quelle di destra vengono spinte verso la linea mediana mano mano che si verifica il progresso dell' adesione, fino a che, ricoperte completamente, divengono invisibili all'esterno [1]). È invece, evidente che, nel caso che l'adesione avvenisse nel modo indicato da Rathke, potrebbero sporgere all' esterno in direzione caudale anche ad adesione mediana avvenuta.

Dal punto di vista descrittivo, per lo sviluppo delle forme a spiracolo mediano, basterà rimandare alla descrizione di Goette ('**75** p. 676-7) ed a quelle di Héron-Royer ('**85** p. 576 e specialmente '**87** p. 644-5 pl. 11 fig. 7, 10, 11, 11 bis), da cui risulta come, avvenuta l'adesione per ambedue i lati in modo identico a ciò che abbiamo visto avvenire nel nostro caso per il lato destro, le estremità delle pliche opercolari per ciascun lato si prolungano ancora un poco sulla linea mediana, indipendentemente l'uno dall'altro, in modo perfettamente analogo a ciò che vedremo avvenire nel nostro caso solo sulla superficie laterale sinistra dell'addome. Ciò che è specialmente interessante è che, come risulta dalle fig. 11 e 11 bis del lavoro citato di Hèron-Royer, nella regione ventrale le pliche opercolari si trovano ad un livello molto caudale, e per di più, proprio sulla linea mediana ventrale, quasi si può dire che non esista plica opercolare [2]). E poi anche evidente che questo modo di sviluppo dei Mediogirinidi è quasi assolutamente identico a quello

[1]) Come si vede si tratta di un fenomeno che non ha nulla a che fare, dal punto di vista della fisiologia della bilateralità, con quei casi in cui (come p. es. per la bocca larvale dell'*Anfiosso*), l'asimmetria è dovuta ad uno sviluppo eterocrono dei due antimeri.

[2]) Questo punto meriterebbe ulteriore esame, perchè dalla Fig. 328 di Götte ('**75** tav. 18) si potrebbe conchiudere che anche sulla linea mediana si verifichi, posteriormente allo stadio disegnato da Héron-Royer ('**87** fig. 11 bis), un accrescimento caudale anche abbastanza notevole, fino a raggiungere un livello molto caudale, analogamente del resto a quanto avviene per la formazione del canale spiracolare nei levogirinidi. Le figure 1e—1h di Thiele ('**87**) che pure si riferiscono alla fine della chiusura della cavità branchiale di un mediogirinide (*Discoglossus*) sono troppo poco accurate per questo scopo.

del *Symbranchus* (Cfr. TAYLOR '13 p. 16-17 e fig. 10, 13, 14, 15). A tale genere già RATHKE ('32 p. 90) aveva accennato per il comportamento dell'opercolo dei girini.

Mentre, come risulta dal paragone delle Fig. 9, 10, 11, 12, 26 27, lo sviluppo dell' apparato opercolare ha raggiunto a sinistra lo stadio rappresentato dalla fig. 10, a destra invece non ha raggiunto (cfr. Fig. 26) che solo lo stadio, già sorpassato a sinistra, della Fig. 9 [1]). Analogamente, quando a destra già è completata la ricopertura (Fig. 12), a sinistra l'apparato opercolare ha solo raggiunto lo stadio che a sinistra era stato già raggiunto all' epoca della Fig. 10, come risulta dalla Fig. 27. Da questa è pure visibile come oramai pure a sinistra proceda lo sviluppo della plica opercolare anche per la parte più recente corrispondente alla regione del primo branchiomero postioideo, in modo che il margine libero della plica opercolare si va sempre più allontanando dall'estremità dorsale dei branchiomeri e delle fessure branchiali.

Giunti però a questo momento, fra i due lati non è più questione solo di eterocronia. Infatti, mentre per il lato destro, avvenuta la chiusura, null'altro rimane da compiersi, per il lato sinistro si verificano i fenomeni che portano alla formazione del forame branchiale.

Come si vede chiaramente dalle Fig. 13-15 si tratta di questo che cioè la saldatura del margine della plica opercolare, procede ancora, oltre la linea mediana verso la regione laterale, senza che invece essa proceda quasi nulla dalla regione laterale verso la regione mediale, e questo naturalmente fa sì che l'apertura della cavità peribranchiale divenga sempre più ristretta.

È opportuno qui far notare quanto sarebbe assurda in questo momento quell'interpretazione alla quale abbiamo accennato a p. 190, che considera la chiusura della cavità peribranchiale come dovuta all' accrescimento di una plica dalla parte dorsale verso la parte ventrale. Qui infatti dovremmo nientemeno supporre che la parete ventrale della cavità peribranchiale di sinistra posta medialmente al canale spiracolare derivasse dall'accrescimento della plica opercolare di destra. È inutile dire che l' innervazione cutanea della larva non dà nessun appoggio a questa strana ipotesi e che si

[1]) È inutile ripetere che questa descrizione vale per il *Bufo*, cioè per un Levogirinide, e naturalmente non vale per gli altri Anuri.

tratta semplicemente, non del progredire di una plica, ma del progredire dell'adesione di parti corrispondentisi in direzione rostrocaudale.

Questi stadii finali della chiusura della parte dorsale della cavità peribranchiale sono anch'essi certamente facilitati, per le ragioni esposte a p. 180-1 dall'ulteriore definitivo modellamento della regione mesobranchiale. Infatti, come è visibile dalla Fig. 41, specialmente confrontandola con la figura precedente, ancora maggiore è divenuto l' intervallo posto fra le estremità ventrali delle fessure branchiali più rostrali e quindi maggiore è diventata anche l'inclinazione caudale dei branchiomeri corrispondenti. Contemporaneamente da tale figura sono anche visibili gli ulteriori progressi del modellamento della regione ventrale della cavità faringea, che non hanno per il nostro argomento che scarsissima importanza. Non è però privo di interesse notare che la plica trasversale anteriore che limita ora rostralmente la regione respiratoria della faringe, notata da Remack (**'55** p. 155), figurata e descritta da Götte (**'75** p. 680 fig. 330), da Parker (**'81** p. 26-7, t. 1 fig. 4) e da Schulze (**'88** p. 13 e **'92** tav. IV, fig. 21), si è sviluppata caudalmente alla seconda fessura branchiale [1]), e quindi da un territorio che appartiene al primo branchiomero postioideo, almeno per la parte laterale, giacchè per la parte sua più mediale la Fig. 40 pare che indichi che essa corrisponde all'estremità ventrale degli altri branchiomeri più caudali. Tale fatto è opportuno notarlo, specialmente in vista del nome « Kiemendeckelplatte » che Schulze (**'88** p. 13) ha creduto di dare a tale plica.

In questa figura si può notare anche il primo inizio dello sviluppo di quelle appendici interne dei branchiomeri postioidei [2]), sulle quali tanto si è discusso specialmente a causa dell'ipotesi sostenuta da Götte (**'75** p. 738 e 742) che esse fossero da conside-

---

[1]) Questa fessura branchiale posta caudalmente all' ioide, bene sviluppata inizialmente (cfr. Fig. 19-21), si riduce in seguito progressivamente, tanto che si è anche erroneamente dubitato se essa divenisse addirittura pervia (cfr. per ulteriori notizie Gaupp **'94** p. 11-12 nota). La riduzione di tale tasca entodermica alla sola sua parte ventrale, è evidentemente conseguenza del fatto, chiaramente visibile nelle mie Fig. 20-22, 33, che il branchiomero ioideo ed il primo postioideo non si conservano mutuamente paralleli, perchè mentre il branchiomero ioideo rimane relativamente fermo, il primo branchiomero postioideo subisce quella duplice rotazione che abbiamo lungamente analizzata nel testo.

[2]) Cfr. anche Götte **'75** p. 677.

rarsi come le omologhe delle branchie interne dei ciclostomi e delle branchie dell'Amphioxus. Come è noto, specialmente dagli studii di MAURER ('88) sui rapporti circolatorii di tali formazioni, queste debbono invece essere considerate come forme molto sviluppate e differenziate di quelle sporgenze dei branchiomeri che compiono ufficio di filtri in moltissimi Pesci ed Urodeli. Per noi, come abbiamo ricordato a p. 174, 177, 183 è interessante il loro notevole sviluppo sulla estesa superficie concava rivolta verso l'esterno, della parte rostrale del primo branchiomero postioideo [1]), che tanto contribuisce alla morfogenesi della cavità peribranchiale in queste forme.

Incidentalmente farò anche notare che il comportamento di questi tipici organi larvali, come pure quello dei tubercoli sparsi nel resto della cavità orale, specialmente nella parte rostrale del pavimento di questa, potrebbero essere utilizzati come ulteriori caratteri differenziali per la diagnosi non sempre facile dei girini delle diverse specie. Tale ricerca presenterebbe importanza anche per ragioni di indole generale.

Un altro interessante fenomeno visibile dall'esterno che pure ora si verifica, e che è evidente specialmente nella Fig. 13, è che la linea ad arco che segna il margine progrediente dell'adesione, non segue più il limite dell' infossamento nel quale si trovano i branchiomeri, ma si dirige più caudalmente sulla superficie addominale convessa. Il raccordo fra la superficie laterale del capo e la regione del corpo più caudale, è facilitata dal fatto che in questa regione (che, come si vede dalla Fig. 29 corrisponde subito ventralmente all'abbozzo dell'arto), si verifica fisiologicamente un più intenso rigonfiamento circoscritto del connettivo sottocutaneo (cfr. anche Fig. 28). Oltre che questo, anche la direzione più caudale della linea di prossima adesione (di cui abbiamo parlato a p. 191 e sgg.) progrediente dalla linea mediana ventrale, contribuisce a far presentire la formazione del forame branchiale.

E questo è molto avanzato nello stadio della Fig. 14. CAVOLINI nel 1819 (p. 308) scriveva che nel girino « si vedrà ad occhio nudo o armato di lente esploratrice al lato sinistro, ove esiste la separazione del capo dal ventre, un forame abbastanza grande, che, fatto adulto il girino, acquista un orlo tubolato ». E difatti a quest' epoca il forame branchiale non ancora ha acquistato un

[1]) Cfr. anche GOTTE '75 p. 679 e SCHULZE '92 p. 37 tav. 5 Fig. 23.

orlo tubolato, ed ancora da esso fuoriescono le estremità delle più lunghe appendici branchiali che prima (cfr. Fig. 13, 35) erano molto più allo scoperto [1]). È però necessario notare a questo proposito che la fuoriuscita delle appendici branchiali dal forame branchiale, costante o quasi nella *Rana esculenta* (cfr. Rusconi '**26** p. 16 ed anche Ecker '**51** t. 23 fig. 29) in cui le appendici branchiali sono molto lunghe, non si verifica sempre nel *Bufo*, in cui invece sono molto più corte. Questo fatto ha importanza perchè dimostra senz'altro che la fuoriuscita di appendici branchiali non ha nessuna importanza nel determinismo della formazione del forame branchiale [2]).

In seguito, come si vede dalla Fig. 15 l'apertura della cavità peribranchiale si sposta più caudalmente ed un poco anche lateralmente e dorsalmente in modo da costituire il canale spiracolare della forma larvale stazionaria. Naturalmente la parete dorsale mediale di tale canale viene ad essere formata dalla antica superficie cutanea dell'addome, mentre la superficie ventrale-laterale è formata certamente dall'ulteriore accrescimento di quella parte della plica opercolare che non era ancora adesa allo stadio della Fig. 14. Come possiamo vedere dalle Fig. 26-28 questa parte della plica opercolare deriva dalla regione posta fra il primo branchiomero postioideo ed i successivi, ciò che, come vedremo altrove, è confermato anche dall'innervazione cutanea studiata nella larva adulta. Accennerò anche che questo studio fa anche supporre che nella formazione del margine mediale della parete latero ventrale del canale spiracolare la cute della regione addominale possa prendere anche una certa parte, per quanto piccola, sempre maggiore che non nel resto della saldatura opercolare (cfr. p. 192). Nello sviluppo normale, data la non esistenza di vera linea di cicatrizzazione (cfr. p. 190), è impossibile seguire esattamente la partecipazione delle varie parti. |

Questo fenomeno della formazione del canale spiracolare nei levogirinidi è stato notato, dopo di Cavolini anche da Rathke

---

[1]) Secondo Dürken ('**11** p. 207) nella Rana ciò si verifica in 3/4 d'ora. Ciò contribuisce a dimostrare che si tratta di un fenomeno dovuto più ad un raggrinzamento delle appendici branchiali che all'accrescimento dell'opercolo nella formazione del canale spiracolare. Infatti dalle mie osservazioni risulta che, almeno nel Bufo, la saldatura della plica opercolare procede molto lentamente, poichè sogliono intercedere tre o quattro giorni fra lo stadio corrispondente alla Fig. 7 e quello corrispondente alla Fig. 15.

[2]) Cfr. anche Meyer '**13** p. 91.

('**32** p. 91) ed è stato descritto abbastanza accuratamente da Héron-Royer ('79 p. 235) nello sviluppo del *Pelodytes punctatus* e da Jordan ('**88** p. 13) e da Naue ('**90** p. 171-2) nello sviluppo della *Rana* [1]). Specialmente Jordan ha notato il fatto essenziale del processo, cioè che l'adesione opercolare avviene per i margini laterali, ma non per il margine caudale che rimane sempre libero.

Una ipotesi che spontaneamente viene alla mente a questo proposito, è quella che la formazione del canale spiracolare, la sua direzione e la sua permanente apertura siano un semplice effetto meccanico della corrente, che, passata attraverso le fessure branchiali va all'esterno procedendo in una determinata direzione. È anzi da ricordare a questo proposito che, come abbiamo accennato anche a p. 193, Jordan ('**88** p. 13-4) ha descritto uno speciale dispositivo esistente secondo lui nella cavità peribranchiale dei girini di Rana, per il quale l'acqua proveniente dalla cavità branchiale di destra attraverso il canale di comunicazione, a causa di una speciale sporgenza, non si mescolerebbe con l'acqua della cavità branchiale di sinistra, ma andrebbe direttamente all'esterno. È inutile dire che si tratta ancora una volta di una illusione dovuta allo studio fatto prevalentemente su sezioni, tanto è vero che la stessa sua fig. 10 (una delle poche sue figure di dissezione) non mostra nulla di ciò, e nemmeno nella mia Fig. 29 se ne può riconoscere nulla. L' illusione probabilmente è dipesa semplicemente dal fatto che i branchiomeri si trovano nella regione dorsale e rostrale della cavità peribranchiale e quindi nella parte più profonda di essa (cfr. anche Fig. 36), onde l' affermazione di Jordan potrebbe essere anche verosimile dal punto di vista fisiologico.

Quanto all'azione morfogenetica di questo fattore della circolazione acquea continua, non è possibile deciderne l' importanza mediante la sola descrizione dello sviluppo normale, ma soltanto mediante l'analisi sperimentale.

È in ogni modo interessante notare che questo delle larve degli Anuri in cui la cavità peribranchiale viene ad essere completamente chiusa tranne un' unica apertura, è un fenomeno che riproduce come costante condizione fisiologica il fenomeno eccezionale negli Amnioti delle fistole cervicali che appunto, secondo gli

---

[1]) Figure più o meno accurate di questi ultimi stadi della chiusura della cavità peribranchiale nei levogirinidi ha dato anche Thiele ('**87** t. 10 fig. 2g., 3g. 4b).

studii di Kostanecki e Mielecki ('90) hanno quasi sempre questo valore morfologico.

In quanto poi al prolungamento della cavità peribranchiale in un canale spiracolare più o meno lungo, fenomeno che si osserva tanto nei levogirinidi che nei mediogirinidi, è interessante considerare come esso è l'unico punto in cui la plica opercolare si estende caudalmente più dello stretto necessario per toccare la parete addominale. Ma il più curioso è che questo fenomeno è del tutto simile ad un altro che è stato constatato per un materiale molto diverso. È noto infatti che Mitsukuri ('91 p. 10-14, 18; tav. 1-3 fig. 3-15, 21, 22) osservò che negli embrioni di *Clemmis japonica* e *Trionyx japonicus* l'amnios, giunto all'estremità posteriore dell'embrione progressivamente concrescendo con se stesso, non si chiude definitivamente come di solito succede, ma si prolunga ancora caudalmente formando così un lungo tubo aperto all'estremità. Analogo fenomeno in minori dimensioni ha rilevato Shauinsland ('03 p. 149-150, t. 50) nello sviluppo di *Puffinus cuneatus*

Questa somiglianza di comportamento di due formazioni tanto diversi, indica che probabilmente cause analoghe debbono produrre nei due casi questo medesimo fenomeno e che non è proprio il caso di andare a pensare finalisticamente con Braus ('06 p. 575) che negli Anuri tale disposizione abbia lo scopo di permettere la vita dei girini nelle acque torbide!

L' ultima modificazione della regione che si verifica durante questo periodo è la riduzione delle appendici branchiali dorsali dei due primi branchiomeri postioidei che, come abbiamo visto a p. 152-3 erano state le prime a formarsi. Come è noto queste sono le appendici branchiali che raggiungono le dimensioni massime e sono le sole che siano visibili dall'esterno, perchè le altre più ventrali si formano quando già la regione dei branchiomeri donde esse si originano è profondamente infossata nel seno peribranchiale [1]).

---

[1]) Tale differenza è nel *Bufo* molto minore che nella *Rana* dove le appendici branchiali dorsali raggiungono dimensioni quasi decuple di quelle più ventrali ed in questo genere anche minore che nell' *Alytes obstetricans*, nell' *Hylodes martiniciensis* (cfr. Héron Royer '83, ma contro Clemens '94 p. 128), nella *Phyllomedusa hypocondrialis* (Budgett '99) e nel *Nototrema oviferum* e *cornutum* (Boulenger '98 p. 125 t. 18). Nel *Bufo* la differenza è sempre minore per i branchiomeri più caudali; per il terzo non é quasi sensibile e per il quarto (limite caudale dell' ultima fessura branchiale), addirittura non esiste (cfr. anche Götte '75 p. 275 e Maurer '88 p. 188). Questo fenomeno delle notevoli dimensioni delle appendici più dorsali si riconnette a quanto avviene egli Urodeli larvali ed al problema della morfologia generale di queste for-

Come si vede dal confronto fra la Fig. 14 e 29 la riduzione assoluta delle dimensioni di tali appendici è molto notevole, perchè mentre prima esse raggiungevano quasi la linea corrispondente all'estremità caudale del futuro canale spiracolare, in seguito sono ridotte in modo da restare con le loro estremità molto più rostralmente dell' inizio di questo canale. Poco dopo la formazione dello spiracolo le appendici dorsali che hanno subito tale processo di riduzione sono ancora riconoscibili anche per il fatto che sono molto più intensamente pigmentate delle altre appendici ventrali.

È interessante notare che da una parte le appendici più ventrali di minori dimensioni si originano nella parte già quasi ricoperta della cavità peribranchiale e dell'altra che la riduzione delle appendici più dorsali formatesi nella parte dei branchiomeri rimasta maggiormente all'esterno, coincide con la loro ricopertura. Ma da questi fatti non è lecito trarre induzioni causali, poichè solo l'esperimento può dire in proposito l'ultima parola.

Questa differenza di aspetto fra le appendici branchiali visibili dall'esterno nei primi stadi e quelle che si ritrovano poi nell'interno della cavità peribranchiale, è stata notata nella Rana fino da Swammerdam ('**38** p. 819) ed è stata poi descritta più o meno accuratamente da Rusconi ('**26** p. 16), Huschke ('**26** p. 619), Ecker ('**51** taf. 23 fig. 28), Whitney ('**67** p. 46, 50) Götte ('**75** p. 677) etc.. Tale fenomeno si verifica in proporzioni ben più imponenti per le appendici branchiali dorsali assolutamente gigantesche delle larve già ricordate di *Alytes*, *Hylodes*, *Phillomedusa* e *Nototrema* nonchè di molti Urodeli ed Apodi.

Ciò che ha molta importanza morfologica è il fatto che anche le appendici ventrali (che ulteriormente si complicano nel corso della vita larvale fino ad assumere le forme descritte di F. E. Schulze ('**92** tav. 5 fig. 24) non hanno alcuna somiglianza con quelle dei pesci come notava F. Cavolini fino dal 1819 (p. 310)[1]).

Si è intanto ulteriormente accentuata e definitivamente stabilita la differenza fra l'epitelio che riveste la superficie esterna del corpo e quello che riveste la cavità peribranchiale (cfr. anche Rathke ('**32** p. 91) e con questo fenomeno morfologico fondamentale chiudiamo questa prima parte dello studio dell'evoluzione dell'apparato opercolare e della cavità peribranchiale nel *Bufo vulgaris*.

---

mazioni negli Anfibii in confronto a quanto avviene nei Pesci. Per tale questione, che non discuteremo in questo lavoro, cfr. spec. Boas '**82**, Maurer '**88**, Clemens '**94**, Gegenbaur '**01**, Greil '**06** etc.

[1]) Cfr. anche p. 148.

I fattori della morfogenesi

Dopo di avere seguito la forma assunta dalla regione peribranchiale negli stadii successivi [1]) e l aver cercato di analizzarne particolarmente i fattori determinanti, diamo ora un brevissimo sguardo sintetico a questi ultimi, considerandoli nella importanza relativa con la quale essi appaiono nello sviluppo normale.

Come in generale in tutti i fenomeni di sviluppo di forme organiche, esistono due categorie di cause: le differenze quantitative di sviluppo delle diverse parti già precedentemente differenziate e le nuove differenziazioni dei tessuti. Il primo di questi fattori è più evidente e produce spostamenti maggiori, ma essenzialmente ha importanza subordinata, poichè in ultima analisi anch' esso è solo una maniera di manifestazione del fenomeno primitivo della differenziazione delle diverse parti dell'organismo.

Le differenze quantitative di sviluppo delle diverse parti.

Come abbiamo visto nelle pagine precedenti, le parti costituenti la regione in esame che durante il periodo della formazione della cavità peribranchiale vanno incontro ad un accrescimento volumetrico notevole non solo assolutamente ma anche (ciò che a noi solo importa) relativamente alle altre parti circostanti, sono specialmente il branchiomero mandibolare, l' ioideo ed il primo postioideo, il campo mesobranchiale, la regione pericardica, le pareti addominali, la plica opercolare latero-ventrale, le pliche branchiali entodermiche.

Molti di questi fattori risaltano anche meglio che dall' esame delle singole figure degli stadii successivi, dalla figura inserita nel testo nella quale sono indicate contemporaneamente le posizioni successive occupate da varii dei punti morfologicamente più interessanti della regione esaminata durante le diverse fasi di questo periodo [2]).

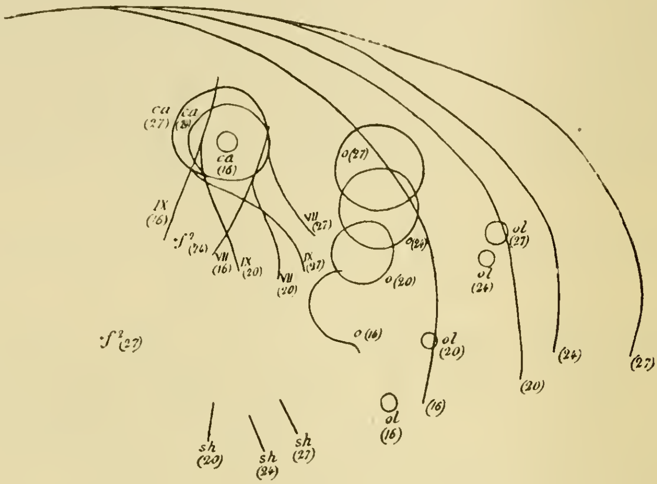
---

[1]) Cfr. spec. p. 137-8, 143, 146-8, 154-5, 166, 172, 179-180.

[2]) Avendo da fare con un sistema di parti in un continuo movimento relativo, era necessario trovare all'esterno di questo i punti fissi di riferimento per questa « triangolazione embriologica ». A tale scopo mi sono sembrati i più adatti, per la veduta laterale, la direzione della corda dorsale nella sua parte

In questo modo, che non è altro che l'applicazione ai movimenti morfogenetici delle diverse parti, di ciò che si usa per la trascrizione grafica di qualsiasi movimento, oltre che la direzione complessiva dei diversi spostamenti, risultano anche molto più chiari i rapporti che le diverse parti della regione assumono successivamente fra di loro.

Questo metodo semplicissimo, che non ho visto finora applicato da nessuno, credo che possa essere molto utile nello studio della morfologia, che è essenzialmente la scienza degli spostamenti relativi.



Spostamenti dei principali organi del capo durante il periodo esaminato. Le indicazioni sono e stesse di quelle usate per le figure delle tavole; – I numeri in parentesi indicano il numero della figura delle tavole alla quale si riferisce la posizione relativa degli organi considerati. Le linee indicate soltanto con numeri in parentesi indicano il limite dorsale rostrale del capo in quei determinati di stadii.

Il branchiomero mandibolare.

Come abbiamo visto nelle pagine 142, 144, 149, 155-6, e come risulta evidentemente dalle figure 17-23 e fig. testo, l'accrescimento delle dimensioni di questo branchiomero è molto no-

---

metaotica ed il centro della capsula acustica, potendosi queste parti considerare come quasi assolutamente immobili durante questo periodo, essendo quasi fuori della curva cefalica che progressivamente si appiana, come risulta evidentemente dalla figura in questione.

Il metodo della costruzione di queste figure è poi semplicemente quello della sovrapposizione dei disegni degli stadii successivi, facendo coincidere le parti testè indicate come fisse, e segnando il punto dove vengono a corrispondere le parti di cui si vogliono studiare gli spostamenti.

tevole relativamente ai successivi ed in generale relativamente alle altre regioni del capo.

Degno della massima attenzione, per la morfologia comparata delle larve degli Anuri, è che pure in queste, come nelle larve degli Urodeli, negli stessi Anuri adulti, ed in generale nei vertebrati, l'estremità rostrale ventrale dell'arco mandibolare raggiunge lo stesso livello rostrocaudale dell'estremità rostrale della mascella superiore. Nei girini però inizialmente questo risultato è raggiunto in modo del tutto diverso dal solito.

Considerando infatti le due parti di cui risulta il branchiomero mandibolare: quella posta morfologicamente dorsalmente all'articolazione mandibolare e quella posta ventralmente, noi vediamo che la porzione ventrale suole avere notevoli dimensioni relative rispetto alla parte dorsale, ciò che si esplica anche con una notevole ampiezza dell'apertura orale.

Nelle larve di Anuri invece, come è noto (cfr. Gaupp '92) la regione posta ventralmente all'articolazione rimane per tutta la vita larvale di dimensioni relativamente minime, onde anche l'apertura orale assume dimensioni trasversali così piccole, da averla fatta paragonare a quella dei Ciclostomi, ed appare tanto diversa da quella delle larve degli Urodeli [1]).

Come è noto non si tratta qui che di una semplice eterocronia di sviluppo, perchè alla seconda metamorfosi questa parte ventrale dell'arco mandibolare, subendo un rapidissimo sviluppo assume dimensioni relative perfettamente corrispondenti a quelle esistenti negli altri Vertebrati. Qui però a noi interessa notare che, nonostante questo arresto di sviluppo della parte ventrale, essa viene a corrispondere egualmente alla regione della futura mascella superiore, per il fatto che la parte dorsale del branchiomero, altrove di solito relativamente atrofica, assume in queste larve dimensioni notevolissime relativamente alla porzione ventrale e relativamente allo stesso capo. E appunto questo accrescimento grandissimo, che si esplica prevalentemente in direzione longitudinale avendo per punto fisso caudale la regione di origine del V alla quale morfologicamente corrisponde il branchiomero considerato, quella che spinge rostralmente la mandibola fino a farle raggiungere la po-

---

[1]) Nelle larve degli Aglossi le dimensioni relative della mandibola sono alquanto maggiori che in quelle dei Faneroglossi, ciò che si manifesta con la ampiezza relativamente notevole della apertura orale. Dall'esame delle figure del condrocranio di queste larve date da Parker ('76) e da Tornier ('10), risulta

sizione tipica, quasi supplendo con il suo sviluppo eccezionalmente notevole a quello insufficiente di essa [1]).

Da tale accrescimento rostripeto dipende anche la trasformazione della direzione del branchiomero mandibolare, che passa così da quella dorsoventrale tipica che inizialmente aveva (cfr. anche Götte '**75** p. 632, 635, 669, 690, 691, Spemann '**98** p. 391) a quella rostrocaudale. Poichè ciò si verifica lateralmente e ventralmente al sistema nervoso centrale e caudalmente alla curvatura del vertice che anche gli Anuri inizialmente presentano, ne segue che tale curvatura verrà notevolmente raddrizzata, tanto da poterla considerare quasi del tutto scomparsa per gli effetti morfogenetici sugli organi finitimi [2]).

Quanto all' ulteriore accrescimento del branchiomero oltre il limite rostrale del sistema nervoso centrale, esso non ha per noi altro interesse che in quanto aumenta le dimensioni assolute del capo e diminuisce quindi le dimensioni relative della regione branchiomerica postioidea. Per questo accrescimento del branchiomero mandibolare viene anche a formarsi l' ampia regione ventrale interposta fra la mandibola e l'ioide, il quale ultimo rimane in una posizione relativamente più caudale, specialmente nei Faneroglossi, perchè la sua parte più dorsale subisce uno spostamento rostrocaudale minore (cfr. anche p. 211).

però che in gran parte questo maggiore sviluppo mandibolare è in relazione piuttosto con le dimensioni trasversali della regione rostrale del capo e con il tardivo accrescimento rostripeto di essa (cfr. Bles '**05** fig. 23, 24), maggiore di quanto si verifica nelle larve di Faueroglossi, anzichè con uno sviluppo relativamente minore della parte dorsale del branchiomero.

[1]) Questa correlazione risulta evidente specialmente al momento della seconda metamorfosi degli Anuri, giacchè allora il notevolissimo sviluppo della parte ventrale avviene in modo talmente correlativo alla riduzione della parte dorsale del branchiomero, che il limite rostrale di questo non altera i suoi rapporti rispetto alla regione dorsale del capo (cfr. spec. Gaupp '**92**).

[2]) Cfr. p. 149. Fra tutti gli autori precedenti Parker ('**71** p. 145, 146, 148) è stato quello che ha specialmente ciò notata la progressiva diminuzione della curva cefalica del sistema nervoso, che è probabilmentedi peso dal fatto che egli soltanto, ha esaminate sezioni longitudinali, dalle quali tale fenomeno risulta nettissimo (cfr. anche le mie Fig. 48-53). La realtà di questo fatto risulta anche dalla osserva zione che Spemann ('**98**), per ottenere che nelle sue figure di ricostruzioni di stadii successivi di intestino faringeo, la tasca branchiale io-mandibolare avesse sempre la stessa orientazione, ha dovuto progressivamente modificare la nclinazione della corda dorsale da orizzontale ad obliqua per circa 45°, ciò che invece significa che quelli che si spostano sono proprio i primi branchiomeri.

Questa differenza di sviluppo contribuisce anche probabilmente alla riduzione della parte ventrale della plica entodermica io-mandibolare [1]).

Tale intervallo fra la parte ventrale dei due primi branchiomeri mi sembra che dimostri chiaramente come non sia punto giustificata l'affermazione di GEGENBAUR ('98 p. 369) che lo spostamento rostrale dell'arco mandibolare nelle larve di Anuri sia un fatto passivo dovuto allo sviluppo cenogenetico dell'apparato delle branchie interne, come si sarebbe potuto supporre se in tutte le larve di Anuri i rapporti fra l'ioide e la mandibola fossero simili a quelli esistenti nelle larve di Aglossi (cfr. p. 211). Come abbiamo visto, tutto sembra parlare invece per un vero accrescimento della regione più dorsale del branchiomero mandibolare.

Questo per l'accrescimento rostro-caudale dell'arco mandibolare. Ma la parte più caudale di tale branchiomero assume anche durante lo sviluppo delle larve degli Anuri una posizione relativamente molto laterale, ciò che ha grande influenza sulla realizzazione delle notevoli dimensioni trasversali del capo dei girini. Questa posizione molto laterale che raggiunge il margine esterno del quadrato, solo in piccola parte dipende da un vero accrescimento della parte posteriore (morfologicamente dorsale) del branchiomero, con la quale esso si connette alle regioni più mediali del cranio, Da quanto è noto del condrocranio degli *Aglossa* (PARKER '76, TORNIER '10), pare però che si possa affermare che nei due sottordini degli Anuri risultati simili siano raggiunti in due modi diversi. Nei Faneroglossi (cfr. spec. GAUPP '92) infatti la posizione notevolmente laterale del margine esterno del quadrato non dipende molto dalle dimensioni trasversali assolute che esso raggiunge nella sua parte media, in relazione con lo sviluppo dei muscoli elevatori della mandibola compresi nella doccia cartilaginea del branchiomero. In gran parte piuttosto tale posizione laterale deve essere essa stessa una conseguenza dell'accrescimento notevolissimo del volume del

---

Se questa interpretazione della causa della scomparsa della curvatura del vertice è esatta, si vede come non sia sempre il mesoderma quello che si deve adattare « an die Lagerungsverhältnisse welche durch die Hirnröhre und den Kopfdarm bereits vorgezeichnet waren » come affermava GÖTTE (**75** p. 683), che credeva anzi che questo principio sia « der Schlüssel zum Verständniss des ganzen Aufbaues des Kopfes ».

[1]) Cfr. anche p. 155, 157.

sistema nervoso centrale e delle capsule ottiche ed acustiche [1]), giacchè la parte caudale dorsale dell'arco mandibolare che deve mantenere determinati rapporti morfologici con questa regione del capo, dovrà anch'essa seguire tali accrescimenti e spostarsi lateralmente.

Negli Aglossi [2]) invece, in cui relativamente meno accentuato è questo fenomeno, specialmente per le dimensioni relative meno notevoli che la capsula ottica raggiunge inizialmente, il margine esterno del quadrato [3]) assume una posizione anche più esterna che nei Faneroglossi, per uno sviluppo colossale che esso presenta, specialmente nella regione più caudale, che porta alla formazione di una ampia e sottile lamina cartilaginea (*tegmen tympani* di Parker, Kiemendachplatte di Tornier) che è destinata ad una riduzione notevolissima all'epoca della seconda metamorfosi.

Conseguenza di questo spostamento laterale è che la regione morfologicamente laterale del capo, (cioè nella parte caudale i branchiomeri postioidei) potranno svilupparsi nella regione ventrale non esistendo in tale regione medialmente ad essi organi che aumentino di dimensioni come il sistema nervoso, le capsule ottiche e acustiche nella parte dorsale. Ciò quindi contribuisce molto a che i branchiomeri postmandibolari appaiano nella larva adulta ventrali anzichè laterali.

Il branchiomero ioideo.

Riassumeremo qui solo le modificazioni di rapporti morfologici che sono in relazione con la parte mesodermica di questo branchiomero [4]) poichè parleremo di proposito della plica opercolare latero-ventrale.

---

[1]) Cfr. anche p. 168.

[2]) Molto più in *Xenopus* che in *Pipa*. Cf. Parker '**76** p. 652.

[3]) L'appartenenza di questa lamina cartilaginea al branchiomero mandibolare, che potrebbe essere dubbia in mancanza di precise notizie embriologiche e per la sua sicura prossimità alla regione dorsale dei branchiomeri postioidei (cfr. spec. la posizione relativa del timo nelle larve dei Faneroglossi e degli Aglossi), mi sembra sicura dato il suo ulteriore destino, specialmente se da essa (come sostiene Parker '**76**, ma come non risulta da Tornier '**10**) prende origine l'anello timpanico cartilagineo che anche nelle larve dei Faneroglossi si origina dal quadrato (cfr. Gaupp '**92** p. 452-5). L'unico dubbio è dato dalle fig. 4 e 5 della tav. 56 del lavoro di Parker '**76**, in cui tale lamina non è continua nella parte rostrale col resto dell'arco mandibolare; non è improbabile però che possa trattarsi semplicemente di una inesattezza di dissezione.

[4]) Cfr. p. 142, 144-5, 149, 150-1, 155, 159-160.

Inizialmente coi rapporti tipici di un branchiomero, raggiunge la linea mediana solamente in seguito, per ulteriore differenziazione dei tessuti in loco o per accrescimento delle parti più laterali, passando parte dorsalmente e parte ventralmente alla muscolatura ipobranchiale e formando il limite rostrale del pericardio.

Abbiamo già detto che anch'esso subisce nella sua parte più dorsale un notevole allungamento rostro-caudale, come l'arco mandibolare, ma in grado meno notevole (cfr. anche Götte '75 p. 669).

Negli Aglossi tale spostamento è certamente maggiore, come risulta specialmente dal paragone della posizione relativa dell'articolazione della cartilagine ioidea col quadrato, nelle larve adulte di un Faneroglosso (p. es. *Rana* cfr. Gaupp '92 tav. 14 fig. 13) e di *Xenopus* (cfr. Parker '76 tav. 57 fig. 1-4 e Tornier '10 fig. 8) rispetto all'occhio e specialmente rispetto all'articolazione quadrato mandibolare. Mentre infatti la distanza fra queste due articolazioni nelle larve dei Faneroglossi è notevole, e corrispondentemente è anche notevole la distanza che intercede nella regione mediana ventrale fra la cartilagine mandibolare e l'ioidea, nelle larve degli Aglossi le due articolazioni sono ad immediato contatto, e correlativamente anche nella regione mediana ventrale i due condrobranchiomeri sono straordinariamente vicini (cfr. Ridewood '97).

Per quanto in parte questo fenomeno possa essere messo in relazione con lo sviluppo relativamente maggiore nelle larve degli Aglossi anzicchè in quelle dei Faneroglossi delle branche mandibolari (cfr. anche p. 207 nota), [1]) pure lo spostamento rostripeto della parte ventrale dell'arco ioideo risulta sempre relativamente maggiore nelle larve degli Aglossi anzichè in quelle dei Faneroglossi anche tenendo conto del resto del capo; ciò che del resto potrebbe essere facilmente controllato mediante l'analisi del decorso dei nervi branchiomerici nelle larve di *Xenopus*.

Quanto ai girini di *Bufo* (e certo per tutti i Faneroglossi), dalle mie figure 16-21 si riceve pure l'impressione che questo spostamento rostrale della parte dorsale del branchiomero ioideo sia un

[1]) Naturalmente data questa differenza di rapporti si deve conchiudere o che l'articolazione tra l'ioide ed il quadrato non avviene in punti omologhi nei Faneroglossi e negli Aglossi, oppure che tra le due forme esistano differenze di sviluppo fra le diverse parti del quadrato, e specialmente che negli Aglossi quasi non si sia sviluppata la parte interposta nei Faneroglossi fra l'articolazione dell'ioide e quella della mandibola.

fenomeno dovuto più ad adattamenti passivi che a vero accrescimento.

Caudalmente ad esso infatti, nella regione laterale si verifica l'accrescimento della regione branchiomerica postioidea, e nella regione ventrale l'accrescimento della regione pericardiaca. Tali accrescimenti, non potendo estrinsecarsi caudalmente (come più frequentemente si verifica negli altri ittiopsidi tectibranchi), forse per lo sviluppo della regione addominale di cui parleremo in seguito, si esplica in direzione opposta [1]), spingendo appunto la parte latero-ventrale del branchiomero ioideo in direzione rostrale. Ciò viene certo reso possibile dalle piccole dimensioni che durante la vita larvale raggiunge la parte ventrale dell'arco mandibolare e dalle grandi dimensioni che raggiunge invece la parte dorsale di questo, fenomeni che costituiscono appunto due delle caratteristiche fondamentali della morfologia del capo delle larve degli Anuri. Il decorso larvale del VII, [2]) della tuba [3]) e dei nervi dei branchiomerici postioidei [4]) segnano appunto questo spostamento rostrale.

Anche nelle larve degli Aglossi deve verificarsi durante lo sviluppo tale spostamento rostrale dei branchiomeri postioidei. Nonostante che non siano state pubblicate ancora fignre delle quali ciò risulti in modo sicuro, pure, a giudicare dalla posizione dell'articolazione larvale dell'ioide (cfr. p. 211) ciò si deve verificare in modo non meno notevole che nelle larve dei Faneroglossi. Per quelle di *Xenopus* dove forse è anche maggiore, ciò potrebbe anche essere in relazione con l'esistenza di quell'organo idrostatico larvale di cui parlano Ridewood ('**97**[1] p. 115) e Tornier ('**10** p. 512) posto subito caudalmente alla regione branchiomerica.

Questo spostamento rostrale dei branchiomeri postioidei nelle larve di Anuri è specialmente interessante perchè nettamente diverso da quello delle larve degli Urodeli in cui, come nei pesci tectibranchi, i branchiomeri postioidei sono spostati caudalmente alla loro posizione morfologica. [5])

---

[1]) Ciò è dimostrato nel modo più evidente dal comportamento rostripeto del IX e dei rami branchiomerici del X nella larva adulta (cfr. Strong '**95** tav. 12 fig. A) confrontato con l'iniziale comportamento esattamente trasversale di tali nervi (cfr. Fig. 16).

[2]) Cfr. p. 139-140, 141, 158.

[3]) Cfr. p. 159, 171 nota 1.

[4]) Cfr. Strong '**95** tav. 12 fig. A.

[5]) Cfr. il decorso dei nervi branchiomerici disegnato da Drüner '**01** tav. 25 fig. 5.

Le differenziazioni che si verificano nelle diverse parti di questo branchiomero hanno anch'esse importanza morfogenetica per il diverso accrescimento successivo di esse. Così la parte più ventrale che assume dimensioni relativamente grandi e decorso esattamente trasversale con la cartilagine ioidea ed il m. subhyodeus, è certo uno dei fattori determinanti delle notevoli dimensioni trasversali della parte media della cavità orale. Insieme poi collo sviluppo in direzione laterale degli organi dorsali di cui abbiamo poco prima parlato, e con l'aumento volumetrico della regione pericardica nella parte ventrale mediana di cui parleremo in seguito, determina anche l'appiattimento straordinario di questa stessa cavità (cfr. anche Götte **'75** p. 663 e 669).

Nella parte più dorsale la differenziazione ed il consecutivo notevole sviluppo relativo dei m. Orbitohyoideus e Quadrato-hyoangularis, hanno notevole importanza specialmente per la morfogenesi della tuba [1]) e del processus muscularis [2]), ma non riguardano che pochissimo la morfogenesi della cavità peribranchiale.

Il primo branchiomero postioideo.

L'importanza morfogenetica del primo branchiomero postioideo è anch'essa grande, specialmente per la parte notevole che la sua regione ventrale prende all'accrescimento del campo ventrale mesobranchiale di cui parleremo in seguito e per l'aumento di dimensioni della parte rostrale della sua regione dorsale. Abbiamo visto come solo negli stadii più tardivi si verifichi quest'ultimo accrescimento, che corrisponde alla formazione della superficie laterale della camera branchiale interna, rivestita dalle appendici filtranti di questa parte del primo branchiomero postioideo. Poichè questo grande accrescimento delle appendici branchiali interne si verifica solo nelle larve degli Anuri [3]), si comprende che anche questo sarà uno dei fattori per cui esse differiscono dalle larve degli Urodeli.

In seguito a ciò infatti l'estremità dorsale della fessura branchiale compresa fra il primo branchiomero postioideo ed il successivo, si sposta anche più ventralmente di quanto non sarebbe dipeso dal solo aumento di dimensioni trasversali degli organi più

---

[1]) Cfr. p. 171.

[2]) Processus orbitarius di Reichert, Parker etc. Cfr. Gaupp **'92** p. 448.

[3]) Per *Xenopus* cfr. però Bles **'05** p. 784.

dorsali, influenzando così analogamente in modo indiretto anche i branchiomeri successivi. Da questo fatto e dall' analogo accrescimento (sempre minore per i termini più caudali) dalla parte dei branchiomeri posta dorsalmente all' estremità dorsale delle fessure branchiali, dipende la rotazione in direzione ventrale dell'estremità rostrale della linea che congiunge le estremità dorsali di tali fessure branchiali. Dalla notevole differenza di direzione che si viene poi così a stabilire fra la regione dorsale del branchiomero ioideo e del primo postioideo, dipende anche, come abbiamo visto a p. 161 la quasi completa obliterazione della fessura interposta fra questi due branchiomeri.

Il campo mesobranchiale.

Dalla serie delle figure 37-41 risulta evidentemente il notevole accrescimento trasversale della regione posta ventralmente alle estremità ventrali delle fessure branchiali, che è massimo specialmente al livello del primo branchiomero postioideo e progressivamente minore caudalmente (cfr. p. 145, 163 [1]), 176, 180, 199). Abbiamo mostrato a p. 164, 180 come questo fatto ha come naturale conseguenza il mutamento della direzione dei branchiomeri postioidei da ventrale soltanto in ventrale-rostrale e la trasformazione della loro posizione mutua in modo che i termini più rostrali divengono anche i più esterni (cfr. anche Parker **'71** tav. 3 Fig. 7-9 e tav. 4 fig. 11-12). Abbiamo pure visto come questo fenomeno ha anche per effetto di avvicinare l'estremità dorsale dei branchiomeri postioidei alla regione del tronco corrispondente alla bozza pronefrica, creando così condizioni molto favorevoli all' adesione consecutiva di queste due superficie epiteliali e quindi anche indirettamente all'inclusione della regione donde sorgerà l'arto nell'interno della cavità peribranchiale.

Questa conseguenza è molto importante, perchè mostra come un fenomeno che si verifica in una data regione possa avere gravi ripercussioni indirette in regioni molto lontane. Ciò diviene specialmente evidente quando si consideri che il campo mesobranchiale di cui parliamo è strettamente in correlazione con lo svi-

---

1) Götte **'75** p. 670, non avendo tenuto sufficiente conto dell'accrescimento reale del campo mesobranchiale, è stato indotto ad affermare che la notevole sporgenza laterale del primo branchiomero postioideo fosse una conseguenza passiva dell'accrescimento trasversale della parte ventrale dell'arco ioideo.

luppo della lingua e che proprio quegli Anuri nei quali la lingua non si sviluppa (Aglossi) hanno larve nelle quali i branchiomeri postioidei hanno una direzione che si discosta solo poco dalla trasversale tipica [1]) e nelle quali la regione donde si sviluppa l'arto non viene ad essere compresa nella cavità peribranchiale [2]).

La regione pericardica.

Questa regione subisce nel periodo che esaminiamo un notevole aumento in volume (cfr. p. 151, 168, 178), che contribuisce fortemente, come ha notato giustamente Götte ('**75** p. 670 e 675) ad innalzare più dorsalmente la estremità ventrale dei branchiomeri postioidei concorrendo così ad annullare quasi la loro primitiva inclinazione dorso-ventrale (cfr. la serie delle figure della Tav. 8). Insieme all'accrescimento trasversale della parte ventrale del branchiomero ioideo e del primo postioideo questo fenomeno contribuisce pure all' appiattimento dorso-ventrale della cavità faringea ed alla conseguente maggiore sporgenza delle parti laterali (cfr. Fig. 55-58). Però una parte dello spazio che la regione pericardica viene ad occupare nelle epoche larvali più avanzate, inizialmente in parte è occupata dalla parte rostrale interna dell' intestino postbranchiomerico che negli stadii successivi diminuisce di volume per la morfallassi correlativa alla progressiva differenziazione e per la progressiva scomparsa delle placchette vitelline che inizialmente infarcivano le cellule entodermiche, ed in parte non èoccupata da nessun altro costituente dell'organismo, perchè viene a formarsi per la progressiva riduzione della primitiva notevole curvatura cefalica e per l'accrescimento ventrale della bozza addominale (cfr. p. es. Götte '**75** tav. 16 fig. 292, 293, 298, 303).

La bozza addominale.

L'importanza morfogenetica di questa regione rispetto alla formazione della cavità peribranchiale è notevole, perchè essa finisce col costituire la parete caudale-dorsale-interna delle due cavità. Abbiamo visto a p. 138, 144, 153, 169, come proprio durante il periodo che esaminiamo avvenga l'enorme aumento delle dimensioni sue e come ciò produca il mutamento di direzione della parte più rostrale delle pareti laterali, che finiscono con l' assumere direzione molto

---

[1]) Cfr. Ridewood '**97**[1].
[2]) Cfr. però anche p. 216.

più trasversale all'asse del corpo. Abbiamo anche visto (p. 170) come ciò contribuisca molto a facilitare la chiusura della cavità peribranchiale, anche per la sporgenza precoce e notevole della bozza pronefrica nella regione laterale dorsale (p. 169-185), e come questo fatto possa anche contribuire alla inclusione della regione donde si svilupperà l' arto anteriore, nell' interno della cavità peribranchiale (p. 185-6). È da notare infatti che in *Xenopus* in cui tale inclusione non avviene, oltre a ciò che abbiamo visto per il campo mesobranchiale (p. 215), anche l' aumento delle dimensioni trasversali della regione addominale è molto più tardivo ed è meno notevole [1]).

Quali siano i fattori di questo notevole aumento di dimensioni della bozza addominale, esamineremo in un altro lavoro, col metodo sperimentale.

La plica opercolare latero-ventrale.

Questa parte della regione in esame (cfr. p. 143, 153-4, 166, 167, 172-3, 181, 184, 187, 189) è quella morfologicamente più importante, perchè, per la parte laterale, corrisponde (come è stato notato anche da alcuni antichi osservatori), alla membrana branchiostega dei Teleostomi (cfr. p. 184 nota) [2]).

Il suo accrescimento però è solo poco notevole, poichè l' adattamento delle varie parti rende relativamente ristretta l' apertura del seno nel quale vengono a trovarsi i branchiomeri postioidei.

---

[1]) Cfr. Beddard **'94** p. 102 e Bles **'05** fig. 10-14. Si deve però considerare che anche in *Xenopus*, da quanto afferma Bles l'arto anteriore si sviluppa in primo tempo nell'interno di una cavità distinta dalla cavità peribranchiale (cfr. p. 186) e che in *Pipa* in cui nemmeno si verifica l'inclusione dell'arto durante lo sviluppo, le condizioni della regione addominale sono molto diverse da quelle delle larve di *Xenopus* per la grande massa di vitello esistente (cfr. Parker **'76** tav. 60 fig. 1) e simili invece a quelle dei Faneroglossi macrolecitici. Il fenomeno dell'inclusione dell'arto potrebbe quindi avere cause più profonde di semplici differenze quantitative di sviluppo fra le diverse parti.

Aggiungerò ancora che, nonostante ciò che si verifica per il *Symbranchus* (cfr. Taylor **'13**) nulla ci autorizza ad ammettere che questo fenomeno embrionale della inclusione dell'arto si sia verificato filogeneticamente in modo graduale, come suppone Braus (**'06** p. 574-584), ed è molto discutibile se questa ipotesi faciliti la interpretazione causale della indipendenza della perforazione delle pareti opercolari al momento della seconda metamorfosi dalla esistenza dell'arto che dovrebbe uscirne.

[2]) Non vi è bisogno di dire che la plica opercolare degli Anuri, come del resto quella di tutti i tetrapodi, è assolutamente priva di parti scheletriche

Un vero accrescimento anzi, sulla linea mediana ventrale manca quasi affatto nei Faneroglossi [1]), così nei Levogirinidi quanto nei Mediogirinidi, perchè la breve parete ventrale di questa regione della cavità peribranchiale, si può affermare che si origini solo con e per la saldatura addominale della regione cutanea posta più rostralmente (cfr. anche p. 188-9 e Fig. 29). Questo comportamento è interessante morfologicamente, poichè più prossimo a quello dei Pesci tectibranchi in cui non esiste plica opercolare ventrale e molto diverso da quello degli Urodeli e degli altri Tetrapodi. Un vero accrescimento della plica si può dire che esista solo per la regione laterale ventrale, dove anche però il fenomeno fa piuttosto l'impressione di una regolarizzazione della superficie cutanea al disopra del seno peribranchiale (cfr. p. 173, 183), che però da questa plica viene sempre meglio individualizzato nella regione ventrale (cfr. p. 169-170, 178, 180, 182-3).

È bene insistere specialmente sul fatto della assoluta indifferenza del comportamento della plica in questione rispetto alla branchiomeria sottostante (cfr. p. 194), passando essa in modo del tutto continuo, dalla regione ipobranchiale pericardica (cfr. p. 173, 182, 187), alla regione ioidea ed alla regione del primo branchiomero postioideo, sulla quale anche si estende per un lungo tratto (cfr. p. 167, 174) [2]). Conferma ciò il fatto che la sua linea di origine non segue punto il decorso del branchiomero ioideo (cfr. p. 154, 166),

---

(cfr. anche Rathke **'32** p. 91). Gegenbaur (**'02** 1 Bd. p. 367) che ha notato il fenomeno, lo ha interpretato filogenisticamente come conseguenza della diminuita importanza dell'apparato branchiale. Tale fatto avrebbe prodotto anche la riduzione dell'iomandibolare a columella, perdendo così la connessione con la mandibola, onde il palatoquadrato avrebbe acquistata una autostilia secondaria.

[1]) Per gli Aglossi le figure che finora abbiamo non ci permettono di decidere con sicurezza se il comportamento delle due aperture della cavità peribranchiale si avvicini di più al tipo dei pesci tectibranchi (cfr. Parker **'76** p. 648-9; Boulenger **'81**; Blanchard **'85** p. 587) o a quello degli Urodeli (Boulenger in Leslie **'90** p. 69-70 nota) specialmente Derotremi, come è forse più probabile, dalle indicazioni e dalle figure date da Bles (**'05** p. 811 e tav. 4, fig. 24, 25) Non so poi in base a quali notizie Verluys (**'12** p. 331), abbia messo assieme agli Aglossi *Pipa* e *Xenopus* anche il Faneroglosso *Microhyla* come genere con larve aventi due spiracoli. Flower (**'99** p. 902) invece, per *Microhyla ornata* espressamente dice che le larve hanno spiracolo mediano.

[2]) In parte da questo fatto, ma più ancora dai rapporti topografici anomali dei varii branchiomeri nei girini adulti di Anuri, dipendono le differenze nel modo col quale i diversi autori hanno parlato delle relazioni esistenti fra la

nella parte ventrale, e che nella parte più dorsale decorre obliquamente rispetto alla direzione del primo branchiomero postioideo.

La massima attenzione per la morfologia della regione (cfr. p. 117) merita il fatto che le estremità dorsali dei branchiomeri postioidei vengono ricoperti in seguito all'adesione della regione dorsale di questi branchiomeri con le pareti addominali laterali che ricoprono il pronephros (cfr. p. 181), e non sono invece ricoperti (cfr. p. 154, 167-8, 181) dalla plica addominale lateroventrale.

Questa invece forma soltanto la parete ventrale delle due cavità peribranchiali e del canale di comunicazione ventrale fra di essa.

Le pliche branchiali entodermiche.

Anche la regione laterale dell'entoderma faringeo è da ricordare fra quelle che contribuiscono con il loro notevole accrescimento relativo alla realizzazione della forma definitiva, con la produzione delle tasche branchiali metameriche (cfr. la serie delle figure della Tav. 8).

Non vi sarebbe quasi bisogno di insistere sul fatto che tali formazioni sono il prodotto di una partecipazione attiva delle pareti faringee, data la loro esistenza in tutti i vertebrati, nelle più diverse condizioni di rapporti con l'accrescimento degli organi finitimi, se Götte nel nostro caso non avesse creduto di dover supporre ('**75** p. 222-5, 247, 262, 723) che esse fossero invece l'effetto puramente passivo di una compressione delle pareti faringee. Dalle mie osservazioni e considerazioni questa ipotesi, analoga a quelle fatte da His per la morfogenesi del sistema nervoso centrale, mi sembra improbabile, sia dal punto di vista dei rapporti che dal punto di vista fisico. Molto più probabile invece è la supposizione che la scomparsa per appianamento della regione ventrale della tasca iomandibolare e della parte dorsale della tasca entodermica succes-

plica opercolare ed i branchiomeri. Così quando von Baer ('**28** p. 228) dice che la plica opercolare si origina « vom ersten Kiemenbogen, welche am Quadratknochen befestigt ist » (cfr. anche Huschke '**26** p. 620), si riferisce evidentemente al primo branchiomero postioideo che nella larva adulta ha appunto tale posizione, ed ha quindi ragione al pari di Rathke ('**32** p. 91) e di Götte ('**75** p. 676) che insistono invece specialmente sui rapporti col branchiomero ioideo. Ciò non hanno capito Jordan ('**88** p. 11) e Naue ('**90** p. 167, 169) che per di più, erroneamente identificando branchiomeri e condrobranchiomeri, sono andati cercando se la plica opercolare avesse rapporti con la cartilagine ioidea o con l'arco suboculare del quadrato al quale poi nessuno aveva pensato.

visa, come pure lo spostamento rostripeto del lobo della tasca io-mandibolare che dà origine alla tuba, ed in parte la stessa individualizzazione di questo lobo siano da considerare come il risultato di adattamenti passivi di tali regioni dell'entoderma allo sviluppo ed agli spostamenti delle parti mesodermiche circostanti (cfr. p. 155-6, 171-2).

Le differenziazioni dei tessuti

Fra le varie differenziazioni di tessuti che negli Anuri si stabiliscono per la massima parte appunto durante l'epoca che esaminiamo, e che si esplicano sotto le più diverse forme, hanno importanza per la morfogenesi della cavità peribranchiale, come abbiamo visto, specialmente le seguenti:

Organi adesivi

A p. 188 nota abbiamo ricordato come queste precoci differenziazioni si riscontrino in tutti gli Anuri. A p. 154, 188 poi abbiamo visto come la linea di origine della parte più ventrale della plica opercolare lateroventrale, prolungandosi nello sviluppo ulteriore sempre più ventralmente, abbandona il decorso trasversale iniziale, corrispondente a quello del branchiomero ioideo, per deviare più caudalmente, circondando la base degli organi adesivi [1]). Si può quindi supporre che la differenziazione degli organi adesivi nonostante che riguardi il solo strato esterno dell'ectoderma (cfr. Gotte **'75** p. 141, Corning **'99** p. 181, 183, 187 e le mie Fig. 54-58) sia la causa di questo fenomeno e della conseguente notevole differenza fra gli Urodeli e gli Anuri nel limite rostrale della parte ventrale della cavità peribranchiale delle larve, essendone gli Urodeli assolutamente privi.

---

[1]) Questo deve valere anche per quei girini di Anuri australasici (*Rana jerboa*, *R. latopalmata*, *R. cavitympanum*, *R. natatrix*, *R. whiteheadi*, *Staurois hainanensis*, *Micrixalus*) che sono forniti di un gigantesco organo adesivo ventrale, mediante il quale possono attaccarsi alle pietre e resistere così alle correnti veloci dei torrenti montani dove vivono. Questo almeno è quanto si può desumere dalle figure che finora se ne hanno (cfr. Boulenger **'93** p. 526-7 tav. 43 fig. 4; Ridewood **'97** p. 479-480; Boulenger **'99** p. 659 tav. 67 fig. 2a).

Per la distanza intercedente fra l'estremità ventrale degli organi adesivi ed il margine della plica opercolare ventrale nel *Bufo*, cfr. p. 189.

Edemi localizzati

L'influenza di questo fattore è molto notevole nella morfogenesi della cavità peribranchiale degli Anuri, ed evidentemente è anch'esso una espressione della differenziazione specifica dei diversi punti del mesoderma e specialmente del mesenchima sottocutaneo, che si esplica come maggiore o minore capacità di rigonfiamento per azione dei liquidi organici. Si tratta cioè di una differenziazione chimico-fisica delle cellule, assolutamente paragonabile alle altre differenziazioni più note, come del resto facilmente si comprende considerando la differenziazione delle cellule interne della corda dorsale.

Gli effetti morfogenetici di questa differenziazione si esplicano tanto nella regione cefalica quanto in quella toraco-addominale. Nella prima, da essa dipende l'enorme aumento delle cavità linfatiche che si sviluppano nella regione ventrale dei branchiomeri ioideo e mandibolare e che rendono tanto più manifesta e notevole la plica opercolare lateroventrale di cui il mesenchima costituisce quasi l'unico contenuto (cfr. p. 173). Da essa dipende anche l'arrotondamento del capo dorsalmente alle fessure branchiali postioidee (cfr. p. 168, 178) che appiana le differenze di direzione delle diverse parti e tanto contribuisce alla facilitazione dell'adesione della parte dorsale dei branchiomeri più caudali con la parete addominale, ed infine essa contribuisce probabilmente molto anche alla formazione delle appendici branchiali esterne.

Nella regione del tronco è effetto dell'edema fisiologico del tessuto sottocutaneo, l'arrotondamento della parte posta ai lati degli organi assili, ed anche quella piccola elevazione costante che limita ventralmente la regione che diverrà la nicchia dell'arto (cfr. p. 200) alla formazione della quale essa forse contribuisce.

Fenomeni analoghi di assorbimento di liquidi, che hanno importanza morfogenetica eguale o maggiore degli edemi fisiologici ora citati, e che, come quelle realizzano notevoli aumenti volumetrici senza iperplasia, si verificano per il pronefros, per il sistema nervoso centrale e per la capsula acustica [1]). Il pronefros è in ordine di data il primo ad aumentare di volume, e contribuisce, come abbiamo visto a p. 153, 169, 181 alla saldatura dell'estremità dorsale caudale della

[1]) Per la probabile relazione di questo fatto con i fenomeni fisiologici contemporanei che hanno tanta importanza per la possibilità della vita larvale autonoma, cfr. anche p. 179.

cavità peribranchiale. Degli effetti morfogenetici del rigonfiamento del sistema nervoso centrale e della capsula acustica, abbiamo parlato già a p. 209-210.

Tutte queste sono manifestazioni particolari, specialmente intense, di quel fenomeno complessivo dell'aumento notevolissimo di liquidi organici da parte del girino durante quest'epoca dello sviluppo, che è stata studiata quantitativamente specialmente da Davenport '98 [1]), Galloway '00, Schaper '02, Bialaszewicz '08, e probabilmente deve dipendere da cause analoghe a quelle che secondo M. Fischer producono gli edemi patologici, e deve essere certo in correlazione con l'aumento progressivo della concentrazione molecolare dei liquidi organici del girino, studiato da Blackman e Runnström ('09 e 12).

La differenziazione dell'epitelio della cavità peribranchiale.

Da questo fattore, importante sovra ogni altro finora qui esaminato, (come risulterà specialmente dall'analisi sperimentale dei fattori della morfogenesi), dipende, come abbiamo visto a p. 190 la chiusura della cavità peribranchiale, che ha tutto l'aspetto di una cicatrizzazione per ciascuna delle due specie di epitelii, diversamente differenziati, per ognuno dei quali l'area occupata dall'altro rappresenta una soluzione di continuità del tutto paragonabile ad una ferita.

In un successivo lavoro vedremo, da un punto di vista sperimentale, quale sia la importanza relativa di questo fattore rispetto agli altri sopra ricordati per la morfogenesi della cavità peribranchiale. Così pure vedremo, in relazione ai risultati ottenuti da Spemann e dai suoi scolari, quale sia la importanza relativa di questo fattore nel determinismo della ubicazione del canale spiracolare in confronto con l'importanza dei rapporti funzionali e topografici, precoci e tardivi di questa regione della cute con le parti circostanti.

---

[1]) Cfr. anche le critiche mosse a questo lavoro da Loeb '02 p. 674 e ss.

Conclusione e riassunto

La formazione della cavità peribranchiale è prodotta, nello sviluppo normale del *Bufo vulgaris,* da molteplici fattori morfogenetici dipendenti dallo sviluppo vario di parti più o meno lontane e di valore morfologico disparatissimo.

Così lo sviluppo dell'arco mandibolare, del sistema nervoso centrale e della capsula otica provocano una forte inclinazione laterale dei branchiomeri postioidei che è una delle condizioni principali della formazione della cavità peribranchiale. Questo effetto è ancora più accentuato dall'aumento in volume del pericardio nella regione mediana ventrale che ne solleva dorsalmente le estremità ventrali: esso è reso sempre più completo dall'accrescimento della regione dorsale-rostrale del primo branchiomero postioideo che costituirà la parete laterale della camera branchiale faringea.

L'accrescimento del campo mesobranchiale, trasforma la disposizione dei branchiomeri postioidei da ventrale in rostro-ventrale, spingendo per conseguenza caudalmente l'estremità dorsale dei branchiomeri postioidei e facilitando così la loro adesione con la regione dorsale delle pareti addominali. Queste vengono loro incontro, approfondendo sempre più il solco branchio-addominale per l'aumento di volume della regione pronefrica e di tutta la cavità addominale in generale. Il ricoprimento epibranchiale ha notevolissima importanza per la morfologia generale della cavità peribranchiale.

La plica opercolare latero-ventrale che nella parte mediale è ioidea, ma nella parte dorsale corrisponde al branchiomero successivo, in questo periodo dello sviluppo raggiunge uno sviluppo relativamente poco notevole. Essa però completa l'infossamento della regione branchiomerica postioidea che era già molto progredito per lo sviluppo relativamente maggiore delle parti circostanti. Il profondo seno peribranchiale viene poi definitivamente incluso nell'interno del corpo dalla saldatura, vera cicatrizzazione, dei margini che sono andati circoscrivendo questa regione, rivestita oramai da un epitelio che è divenuto nettamente diverso da quello che ricopre il resto della superficie esterna del corpo.

Come si vede, grande è la complessità del fenomeno analizzato, giacchè correlazioni molteplici si stabiliscono, di cui si può considerare tipico esempio il fatto che il modo di sviluppo

della regione donde sorgerà la lingua, molto probabilmente influisce sul fatto che nei girini dei Faneroglossi, gli arti anteriori non si sviluppano all' esterno fin da principio Di molti fattori si deve, dunque, tener conto per cercare di analizzare, da un punto di vista causale, questo che è uno dei più grandiosi fenomeni di inclusione di una parte dell'antica superficie ectodermica nell'interno del corpo.

Ma una vera comprensione scientifica della importanza relativa dei singoli fattori della morfogenesi normale non si può ottenere altrimenti che con una analisi sperimentale, analisi che mi propongo appunto di esporre in un prossimo lavoro.

Dall' Istituto di Anatomia comparata della R. Università di Napoli.

Bibliografia

1901. Adler, — W. Die Entwickelung der äusseren Körperform und des Mesoderms bei *Bufo vulgaris*: *Intern. Monatsschr. 18 Bd. p. 19 Taf. 3, 4.*

1909. Backman, E. L.-Runnström, J. — Der osmotische Druck bei der Entwickelung von *Rana temporaria*: *Biochem. Zeit. 22 Bd. p. 290.*

1912. — — — — Der Osmotische Druck während der Embryonalentwickelung von *Rana temporaria*: *Arch. Ges. Physiol. 144 Bd. p. 287.*

1828. Von Baer, C. E.—Geschichte des Froschembryo: in Burdach: *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft*: *Leipzig, Voss, I Aufl. 2. Bd. p. 222.*

1894. Beddard, F. E. — Notes upon the Tadpole of *Xenopus laevis* (*Dactylethra capensis*): *Proc. Z. Soc. p. 103, Plt. 1-3.*

1908. Bialaszewicz, K.— Beiträge zur Kenntniss der Wachstumsvorgänge bei Amphibienembryonen: *Bull. Acad. Cracovie, p. 783.*

1885. Blanchard, R. — Remarques sur la classification des Batraciens anoures: *Bull. Soc. Z. France, Vol. 10 p. 584.*

1905. Bles, E. — The Life-History of *Xenopus laevis*, Daud: *Trans. R. Soc. Edinburgh, Vol. 41 p. 789, 4 Plt. 3 fig.*

1908. — — Notes on Anuran development, *Paludicola*, *Hemisus* and *Phyllomedusa*: *Budgett Mem. Vol. Cambridge, p. 444, Plt. 22-27.*

1882. Boas, I. E. V. — Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien: *Morph. Jahrb. 7 Bd. 488, Taf. 24-26, 5 fig.*

1881. Boulenger, G. A. — Les larves des genres *Pipa* et *Dactylethra*: *Bull. Soc. Zool. France Tome 6, p. 27.*

1893. — — Descriptions of new Reptiles and Batrachians obtained in Borneo by Mr. A. Everett and Mr. C. Hose: *Proc. Z. Soc. p. 522, Plt. 42.*

1899. — — On the Reptiles, Batrachians and Fishes collected by the late Mr. John Whitehead F. R. S.: *Proc. Z. Soc. 1899, p. 956, Plt. 66-69*

1907. Brachet, A. — Recherches sur l'ontogénèse de la tête chez les Amphibiens: *Arch. Biol. Tome 23, p. 166, Plc. 6-8.*

1906. Braus, H. — Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*-larven: *Morph. Jahrb. 35 Bd. p. 509, Taf. 15-17, 6 fig.*

1909. — — Gliedmassenpropfung und Grundfragen der Skeletbildung: *Morph. Jahrb. 39 Bd. p. 155, Taf. 14-16, 15-17 fig.*

1899. Budgett, I. S. — Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco, with Observations upon their Breeding Habits and deve-

lopment, especially with regard to *Phyllomedusa hypochondrialis* Cope: *Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 42. p. 305, Plt. 28-32.*

1819. Cavolini, F.—Appendice sulla generazione dei Pesci cartilaginosi: Pubbl. postuma in *Atti R. Acc. Napoli I p. 291, Tav. 4.* Vedi anche Opere di F. Cavolini, *Ristampa a cura della Soc. di Natur. Napoli 528 pp. 33 tav.*

1890. Chiarugi, G. — Sui miotomi e sui nervi della testa posteriore e della regione prossimale del tronco negli embrioni degli Anfibi: *Monit. Zool. Ital. Anno 1, p. 22, 59, 1 fig.*

1894. Clemens, P. — Die äusseren Kiemen der Wirbelthiere: *Anat. Hefte 5 Bd. p. 51, Taf. 9-12, 5 fig.*

1899. Corning, H. K. — Ueber einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren: *Morph. Jahrb. 27 Bd., p. 173, Taf. 9-10.*

1898. Davenport, C. B. — The rôle of Water in Growth: *Proc. Boston Soc. Nat Hist. Vol. 28, p. 73, 8 fig,*

1912. Della Valle, P. — La differenziazione dell'area cutanea dell'arto anteriore negli Anuri, nell'interno della cavità peribranchiale: *Boll. Soc. Nat. Napoli, Vol. 26, p. 1.*

1884. Dohrn. A.—Die Entwickelung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier: *Mitth. Z. Stat. Neapel, 5 Bd. p. 102, Taf. 5-9.*

1901. Drüner, L.—Studien zur Anatomie der Zungenbein, Kiemenbogen und Kehlkopfmuskeln der Urodelen, 1 Theil: *Z. Jahrb. Morph. Abth. 15 Bd., p. 435, Taf. 25-31.*

1903. — — Ueber die Muskulatur des Visceralskelettes der Urodelen: *Anat. Anz. 32 Bd. p. 545, 16 fig.*

1834. Dugès, A. — Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différens âges: *Paris, Baillière. 216 pp. 20 Plc.*

1911. Dürken, B. — Ueber frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch: *Zeit. Wiss. Z. 99 Bd. p. 189, Taf. 10-16, 18 fig.*

1851. Ecker, A. — Icones physiologicae: *Leipzig, Voss 31 Taf. 41 fig.*

1912. Eckmann, G. — Die Entstehung des Peribranchialraumes und seine Beziehungen zur Extremitätenanlage bei *Bombinator*: *Anat. Anz. 40 Bd. p. 580, 8 fig.*

1907. Elliot, A — Some Facts in the Later Development of the Frog, *Rana temporaria*. Part I. The segments of the Occipital Region of the Skull: *Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 51 p. 647, Plt. 39, 40.*

1899. Flower, S. S. — Notes on a Second Collection of Batrachians made in the Malay Peninsula and Siam from November 1896 to September 1898 with a list of the Species recorded from these Countries: *Proc. Z Soc. p. 885, Plt. 59-60.*

1901. F o x, H. — The development of the tympano-eustachian passage and associated structures in the common Toad, *Bufo lentiginosus*: *Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia*, *Vol. 53 p. 223*, *Plt. 6-9.*

1907. F u t a m u r a, R. — Beiträge zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte der Facialis-Muskulatur: *Anat. Hefte 32 Bd. p. 479*, *71 fig.*

1900. G a l l o w a y, T. W. — Studies on the Cause of the Accelerating Effect of Heat upon Growth: *Amer. Natur. Vol. 34 p. 949*, *6 fig.*

1892. G a u p p. E. — Primordialcranium und Kieferbogen von *Rana fusca*: *Morphol. Arb. 2 Bd. p. 275*, *4 Taf. 2 fig.*

1894 — — Das Hyo-Branchial-Skelet der Anuren und seine Umwandlung: *Morphol. Arb. 3 Bd. p. 399*, *Taf. 18-9*, *1 fig.*

1896-1904. — — Anatomie des Frosches: *Braunschweig*, *Wieg & Sohn. 3 Bd.*

1905 — — Die Entwickelung des Kopfskelets. *Handb. Entw. Wirbelth. Hertwig. Jena. Fischer*, *3 Bd. 2 Abth. p. 573*, *fig. 324-406*

1898-1901. G e g e n b a u r, C. — Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere: *Leipzig*, *Engelmann*, *Vol. 1*, *978 pp. 619 fig.*; *Vol. 2. 594 pp. 355 fig.*

1875. G ö t t e, A. — Die Entwickelungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere: *Leipzig*, *Voss*, *964 pp. 22 Taf.*

1901. — — Ueber die Kiemen der Fische: *Zeit. Wiss. Z. 69 Bd. p. 533*, *Taf. 40-43*, *1 fig.*

1864. G r a y, I. E. — Note on the Clawed Toads (*Dactylethra*) of Africa: *Proc. Z. Soc. 1864*, *p. 458*, *3 fig.*

1906. G r e i l, A. — Ueber die Homologie der Anamnierkiemen: *Anat. Anz. 28 Bd. p. 257*, *6 fig.*

1910. G r i e b, A. — Sullo sviluppo del sistema nervoso centrale della *Lacerta muralis*: *Monit. Z. Ital. Anno 21*, *p. 287.*

1903. H a r r i s o n, R. G. — Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien: *Arch. Mikr. Anat. 63 Bd. p. 35*, *Taf. 3-5*, *35 fig.*

1879. H é r o n R o y e r, . . . — Note sur l' oeuf et la première période embryonnaire du Pélodyte ponctué (*Pelodytes punctatus* Dugès): *Bull. Soc. Z. France*, *Tome 4*, *p. 229.*

1883. — — Recherches sur les caractères embryonnaires externes de l'Alyte accoucheur (*Alytes obstetricans*) à partir de la ponte jusqu' à l'écloison de la larve: *Bull. Soc. Z. France*, *Vol. 8*, *p. 417 Plc. 13.*

1885. — — Note sur les amours, la ponte et le développement du Discoglosse (*Discoglossus pictus* Otth.): *Bull. Soc. Z. France*, *Tome 10*, *p. 565. Plc 14*

1887. Héron Royer, ... — Observations comparatives sur le développement externe et l'état adulte des Batraciens du genere *Bombinator*: *Bull. Soc. Z. France, Tome 12, p. 640, Taf. 11-12.*

1826. Huschke, E. — Ueber die Umbildung des Darmcanals und der, Kiemen der Froschquappen: *Isis, 1826, 1, p. 613.*

1897. Ikeda, S. — Notes on the Breedings habit and Development of *Rhacophorus Schlegeli* Günther: *Annot. Z. Japon. Vol. 1, p. 113, 2 fig.*

1888. Jordan, P. — Die Entwickelung der vorderen Extremität der anuren Batrachier: *Inaug. Diss. Leipzig, 55 pp. 2 Taf.*

1909. Kammerer, P.—Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen: 3. Die Nachkommen der nicht brutpflegenden *Alytes obstetricans*: *Arch. Entw. Mech. 28 Bd. p. 447, Taf. 16-17.*

1902. Keibel, F. — Die Entwickelung der äusseren Körperform der Wirbelthtierembryonen: *Handb. Entw. Wirbelth. Hertwig, Jena, Fischer, I. Bd. 2 Theil. p. 1, fig. 1-81.*

1896. Kingsbury, F. — The Lateral Line System of Sense Organs in some American Amphibia and Comparison with the Dipnoans: *Trans. Amer. Micr. Soc. Vol. 17, p. 261, 4 Plt.*

1890. Kostanecki, K. - Mielecki, A. — Die angeborenen Kiemenfisteln des Menschen: *Virchow Arch. 120 Bd. p. 385: 21 Bd. p. 55, 247, 29 fig.*

1912. Landacre, F. L. — Mc Lean, M. F. — The cerebral ganglia of the embryo of *Rana pipiens*: *Journ. Comp. Neurol. Vol. 22 p. 461, 11 fig.*

1877. Lataste, F. — Quelques observations sur les têtards des Batraciens Anoures: *Bull. Soc. Z. France, Tome 2, p. 281.*

1890. Leslie, I. M. — Notes on the habits and ovoposition of *Xenopus laevis*: *Proc. Z. Soc. London, p. 69.*

1902. Loeb, J. — Zusammenstellung der Ergebnisse einiger Arbeiten über die Dynamik des thierischen Wachstums: *Arch. Entw. Mech. 15 Bd. p. 669.*

1887. Maurer, F. — Schilddrüse, Thymus und Kiemenreste der Amphibien: *Morph. Jahrb. 13 Bd. p. 296. Taf. 11-13, 6 fig.*

1888 — — Die Kiemen und ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbogen bei Teleostiern: *Morph. Jahrb. 14 Bd. p. 175, Taf 9-10.*

1913. Meyer, R. — Die ursächlichen Beziehungen zwischen dem Situs viscerum und situs cordis: *Arch. Entw. Mech. 37. Bd. p. 85, Taf. 4, 7 fig.*

1891. Mitsukuri, K. — On the Foetal Membranes of *Chelonia*: *Journ. Coll. Sc. Japan Vol. 4 p. 1, Plt. 1-10.*

1913. Möllendorf, W. — Ueber Anlage und Ausbildung des Kiemenbogenkreislaufs bei Anuren (*Bombinator pachypus*): *Anat. Hefte 47 Bd. p. 249, 8 fig.*

1895. N a s s o n o w, N. — Ueber das Operculum der Embryonen des *Struthio camelus* L.: *Z. Anz. 18 Bd. p. 487, 4 fig.*

1896. — — Zur Frage über das Operculum bei Vögeln: *Z. Anz. 19 Bd. p. 159.*

1890. N a u e, H — Ueber Bau und Entwickelung der Kiemen der Froschlarven: *Zeit Naturwiss. 63 Bd. p. 129, Taf. 2-3.*

1871. P a r k e r, W. K. — On the Structure and Development of the Skull of the Common Frog. (*Rana temporaria L.*): *Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 161, p. 137, Plt. 3-10.*

1876. — — On the Structure and Development of the Skull in Batrachia Part. II: *Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 166, p. 601, Plt. 54-62.*

1881. — — Idem. Part III: *Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 172, p. p. 1, Plt. 1-44.*

1906. P e t e r, K. — Die Methoden der Rekonstruktion: *Jena, Fischer, 140 pp. 40 fig.*

1910. P r e n t i s s, C. W.—The development of the hypoglossal ganglia of Pig embryos: *Jour. Comp. Neurol. Vol. 20 p. 265, 8 fig.*

1911. P r e s s l e r, K. — Beobachtungen und Versunche über den normalen und inversen Situs viscerum et cordis bei Anurenlarven: *Arch. Entw. Mech. 32 Bd. p. 1, Taf. 1-4, 1 fig.*

1825. R a t h k e, H. — Kiemen bei Säugethieren: *Isis, Heft 6, p. 747, 2 fig. in Taf. 4.*

1826. — — Ueber die Entwickelung der Athemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugethieren: *Nova Acta Acad. Leop. Vol. 14, p. 161, Taf. 17-18.*

1832. — — Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere: *Riga u. Dorpart, Frantzen, 132 pp. 4 Taf.*

1838. R e i c h e r t, C. B. — Vergleichende Entwickelungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien: *Königsberg, Bornträger, 275 pp. 3 Taf.*

1855. R e m a k, R. — Untersuchungen über die Enwickelung der Wirbelthiere: *Berlin, Reimer, 194 pp. 12 Taf.*

1897[1]. R i d e w o o d W. G. — On the Structure and Development of the Hyobranchial Skeleton and Larynx in *Xenopus* and *Pipa*: *Journ. Linn. Soc. London, Vol. 26, p. 53, Plt. 8-11.*

1897[2]. — — On the larval Hyobranchial Skeleton of the Anourous Batrachians, with special Reference to the Axial parts: *Journ. Linn. Soc. Vol. 26, p. 474, Plt 31.*

1899. — — On the Hyobranchial Skeleton and Larynx of the new Aglossal Toad *Hymenochirus Boettgeri*: *Journ. Linn. Soc. Vol. 27, p. 454. Plt. 31.*

1897. R u g e , G. — Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbelthieren: *Festschr. Gegenbaur, 3 Bd. p. 193, 76 fig.*

1826 R u s c o n i, M. — Développement de la grenouille commune depuis le moment de sa naissance jusque a son état parfait: *Milano, Giusti, 61 pp. 4 Plc.*

1911. S a w a d s k y, A. M. — Die Entwickelung des larvalen Haftapparates beim Sterlet (*Acipenser ruthenus*): *Anat. Anz. 40 Bd. p. 356, 1 Taf., 18 fig.*

1897. — S c h a p e r , A. — Experimentelle Studien an Amphibienlarven 1: *Arch. Entw. Mech. 6 Bd. p. 151, Taf. 7-12, 4 fig.*

1902. — — Beiträge zur Analyse des thierischen Wachstums. 1. Quellen, Modus und Lokalisation des Wachstums: *Arch. Entw. Mech. 14 Bd. p. 307, Taf. 17-25, 6 fig.*

1891. S c h a u i n s l a n d, H. — Entwickelung von *Xenopus capensis*: *Verh. Ges. D. Naturf. Aerzte, 63 Vers. p. 135.*

1902. — — Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere: *Zoologica, 39 H. 168 pp. 56 Taf.*

1888. S c h u l z e, F. E. — Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven, 1. Ueber das Epithel der Lippen der Mund-,Rachen-und Kiemenhöhle erwachsener Larven von *Pelobates fuscus*: *Abh. Akad. Berlin 59 pp. 4 Taf.*

1892. — — Ueber die inneren Kiemen der Batrachierlarven. Skelet, Muskulatur, Blutgefässe, Filterapparat, respiratorische Anhänge und Athmungsbewegung erwachsener Larven von *Pelobates fuscus*: *Abh. Akad. Berlin 66 pp. 6 Taf. 1 fig.*

1907. S e e m a n n, J.— Ueber die Entwickelung des Blastoporus bei *Alytes obstetricans*: *Anat. Hefte, 33 Bd. p. 315, Taf. 26-34.*

1895. S e w e r t z o f f, A. — Die Entwickelung der Occipitalregion der niederen Vertebraten: *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou* (2) *Tome 9, p. 186, Taf. 4-5, 4 fig.*

1908. S i e d l e c k i, M. — Ueber Bau, Lebensweise und Entwickelung des javanischen Flugfrosches (*Rhacophorus reinwardti* Boie): *Bull. Int. Acad. Cracovie, 1908, p. 682.*

1898. S p e m a n n, H. — Ueber die erste Entwickelung der Tuba Eustachii und des Kopfskelets von *Rana temporaria*: *Z. Jahrb. Morph. Abth. 11 Bd. p. 389, Taf. 28-30, 2 fig.*

1906. — — Ueber eine neue Methode der embryonalen Transplantation: *Verh. D. Z. Ges. 16 Vers. p. 195.*

1881. S t ö h r, Ph. — Zur Entwickelungsgeschichte des Anurenschädels: *Zeit. wiss. Z. 36 Bd. p. 68, Taf. 2, 3.*

1895. S t r o n g, O. S. — The Cranial Nerves of Amphibia. A contribution to the Morphology of the Vertebrate Nervous System: *Journ. Morph. Vol. 10, p. 101, Plt. 7-12.*

1738. S w a m m e r d a m J.—Bybel der Nature: *Leydae, Severinum & Vander, 2 Vol. 910 pp. 53 Tab.*

1913. T a y l o r, M.—The Development of *Symbranchus marmoratus: Quart. Journ. Micr. Soc. Vol. 59, p. 1 Plt. 1-4.*

1887. T h i e l e, J o h. — Der Haftapparat der Batrachierlarven: *Zeit. Wiss. Z. 46 Bd. p. 67, Taf. 10, 1 fig.*

1912. V e r s l u y s, J. — Amphibia: *Handwörterbuch Naturwiss. Jena, Fischer, 1 Bd. p. 313, 23 fig.*

1908. V i a l l e t o n, L. — Sur les arcs viscéraux et leur rôle topographique chez les Vertébrés: *Arch. Anat. Micr. Tome 10, p. 1, Plc. 1-3, 8 fig.*

1890. V i l l y, F. — The Development. of the Ear and accessory Organs in the Common Frog: *Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 30, p. 523, Plt. 34-35.*

1842. V o g t, C. — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte (*Alytes obsetetricans*): *Solothurn, · Jent & Gassmann 134 pp. 3 Taf.*

1867 W h i t n e y, W. U. — On the Changes which accompany the Metamorphosis of the Tadpole, in reference especially to the Respiratory and Sanguiferous Systems: *Trans. R. Micr. Soc. Vol. 15, p. 43, Plt. 3, 4.*

1897. W i l s o n, C h. B. — Experiments on the Early Development of the Amphibian Embryo under the influence of Ringer and salt solutions: *Arch. Entw. Mech. 5 Bd. p. 815, Taf. 10-11.*

1911. W i n t r e b e r t, P. — La distribution cutanée et l' innervation des organes latéraux chez la larve d' *Alytes obstetricans: C. R. Soc. Biol. Tome 70, p. 1050, 2 fig.*

Spiegazione delle Tavole 8-16

L'ingrandimento comune di tutte le figure delle tavole 8-15 è di $\frac{30}{1}$. Per la tavola 16 le Fig. 54-58 e 60 corrispondono ad un ingrandimento di $\frac{78}{1}$; la Fig. 59 ad un ingrandimento di $\frac{200}{1}$.

Lo stadio al quale corrispondono le singole figure può essere facilmente desunto dal seguente quadro dove in ciascuna linea verticale sono compresi tutti i disegni corrispondenti ad un determinato stadio e in ciascuna linea orizzontale tutti i disegni omologhi degli stadii successivi.

	Primo periodo				Secondo periodo					Terzo periodo					
Forma esterna vista di lato.		1		2	3		4	5-6	7	9	10				
Forma esterna vista dalla parte ventrale.									8		11	12	13	14	15
Forma esterna vista dalla parte dorsale.				42	43		44	45		46	47				
Mesoderma visto di lato	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28		29
Mesoderma visto dalla parte ventrale.		30			31		32		33	34			35		36
Mesoderma visto dalla parte dorsale.				42	43		44	45		46	47				
Entoderma visto di lato		48		49	50		51	52	53						
Parte ventrale della cavità faringea vista dalla parte dorsale.				37			38		39		40				41
Sezioni trasversali.	54		55			56		57			58	60			
Sezioni longitudinali.												59			

Lettere comuni a tutte le figure.

a, arto anteriore.

ab, appendici branchiali

af, adito faringeo.

b, bocca.

bi, branchiomero ioideo

bm, branchiomero mandibolare.

c, corda dorsale.

ca, capsula acustica.

cc, canale di comunicazione fra le due cavità peribranchiali.

cf, cavità faringea.

co, coane.

cp, cavità peritoneale.

cpr, cavità peribranchiale.

cu, cute esterna del corpo.

dm, muscoli depressori della mandibola.

ent, entoderma.

ep, epifisi.

f, fegato.

f^1, fessura branchiale fra il branchiomero ioideo ed il 1° branchiomero postioideo

f^2, » » » » 1° ed il 2° » »

f^3, » » » » 2° » » 3° » »

f^4, » » » » 3° » » 4° » »

ia, impronta della capsula acustica in formazione, sul mesoderma.

ip, ipofisi.

it, infundibulo tiroideo.

ld, limite fra la differenzazione dell'ectoderma in cute, ed in epitelio della cavità peribranchiale.

lt, lobo della tasca entodermica io-mandibolare che darà origine alla tuba.

mi, miotomi.

ml, muscolatura longitudinale ipobranchiale.

o, occhio.

oa, organi adesivi.

oh, muscolo orbito-hyoideus.

ol, capsula olfattiva.

op, plica opercolare latero-ventrale.

p, polmoni.

pc, pericardio.

per, plica endofaringea rostrale.

pr pronefros.

rac, regione acustica.

rc, regione cardiaca.

rd, recesso dorsale della cavità peribranchiale formato dell'adesione della regione epibranchiale postioidea.

rpr, regione pronefrica,

sba, solco branchio-addominale.

sh, muscolo sub-hyoideus.

sm, muscolo sub-mandibularis.
sn, sistema nervoso centrale
sp, spiracolo.
ti, tiroide.
tim, tasca entodermica io-mandibolare.
t^1, tasca entodermica fra il branchiomero ioideo ed il 1° postioideo.
t^2, » » » » 1° ed il 2° branchiomero postioideo
t^3, » » » » 2° » » 3° » »
t^4, » » » » 3° » » 4° » »
1° primo branchiomero postioideo.
2° secondo » »
3° terzo » »
V, n. trigemino.
VII, n. facciale.
IX, n. glossofaringeo.
X^2, n. vago, ramo per il secondo branchiomero postioideo.
X^3, n. vago, » » » terzo » »

Tavola 8.

Forme esterne dei girini. Per mettere meglio in evidenza i particolari anatomici è stata riprodotta molto più chiara del naturale la pigmentazione oscura dell' ectoderma ed è stata completamente trascurata la punteggiatura più chiara che esso uniformemente presenta (Fig. 1-15).

Fig. 1. — Inizio dell'individualizzazione della regione branchiomerica. Regione branchiale uniformemente tondeggiante senza accenno di metamerizzazione esterna. Solco branchio-addominale evidente.

» 2. — Netta individualizzazione del solco branchio-addominale e della regione cardiaca per l'accentuata sporgenza della regione branchiomerica postioidea. Si riconosce il limite caudale della parte ventrale del branchiomero ioideo e della regione pronefrica.

» 3. — Maggiore sporgenza della regione branchiomerica postioidea specialmente nella parte dorsale dei due primi termini de la serie, sulla quale cominciano ad individualizzarsi le appendici branchiali. Notevole sporgenza della regione pronefrica. Netto limite caudale della parte latero-ventrale del branchiomero ioideo.

» 4. — Accentuazione della direzione trasversale della parte più ventrale dei branchiomeri postioidei, della loro sporgenza laterale e della formazione delle appendici branchiali. Modificazione del rapporto fra la direzione dei branchiomeri postioidei e quella della plica opercolare latero-ventrale ora evidentemente accennata. Individualizzazione netta del seno peribranchiale mediante la regione pronefrica e la regione addominale-ventrale. Ampia regione cardiaca (cfr. fig. 51).

» 5. — Inizio della formazione del recesso rostro-ventrale della cavità peribranchiale per accentuazione della diversità di direzione tra i branchiomeri postioidei e la plica opercolare latero-ventrale, l'e-

stensione dorsale di questa sul primo branchiomero postioideo ed il suo accrescimento caudale. Avvicinamento massimo della regione dorsale dei branchiomeri più caudali alla parete addominale della regione pronefrica. Rotazione verso l'esterno dei margini liberi dei branchiomeri postioidei più rostrali già muniti di appendici branchiali sviluppate, rispetto ai più caudali (dovuta al maggiore accrescimento della parte septale).

Fig. 6. — Lo stesso girino della figura precedente visto da un punto posto lateralmente, caudalmente e ventralmente alla regione branchiomerica, per mostrare la mutua posizione dei margini liberi dei branchiomeri postioidei ruotanti e la progressiva individualizzazione della cavità peribranchiale per effetto di tale rotazione, dell'accrescimento caudale della plica opercolare latero-ventrale, dell'estensione dorsale e ventrale di questa, dell'individualizzazione e dell'aumento di volume anche in direzione trasversale delle regioni cardiaca, addominale e pronefrica e per la individualizzazione di un margine dorsale della regione branchiomerica postioidea.

» 7. — Notevole progresso dell'individualizzazione della cavità peribranchiale per ulteriore progresso di tutti i fattori notati precedentemente. Evidente estensione dorsale della plica opercolare latero-ventrale sul territorio del primo branchiomero postioideo.

» 8. — Lo stesso girino visto dalla parte ventrale. Differenza di direzione notevole fra i branchiomeri postioidei e la plica opercolare latero-ventrale; estensione ulteriore della linea di origine di questa in direzione ventrale caudale.

Tavola 9.

Fig. 9. — Inizio della chiusura della cavità peribranchiale nella parte dorsale. Ulteriori progressi nella regione latero-ventrale per l' estensione della linea di origine della plica opercolare in direzione dorsale su tutto il primo branchiomero postioideo ed in direzione ventrale fin sulla regione cardiaca. Progressivo accrescimento caudale della parte già formata. Le apppendici branchiali mostrano il mutamento di direzione dei branchiomeri postioidei rispetto agli stadii precedenti.

» 10. — L'estremo dorsale della plica opercolare latero-ventrale ha raggiunto il processo di saldatura che va procedendo dalla regione branchiomerica dorsale-caudale in direzione ventrale e così tutti i branchiomeri postioidei sono inclusi nella cavità peribranchiale. Le pliche opercolari lateroventrali dei due lati si sono riunite sulla linea mediana ventrale caudalmente al limite caudale degli organi adesivi. Lievissimo accrescimento libero caudale di tale plica opercolare mediana ventrale.

» 11. — Lo stesso girino della figura precedente, visto dalla parte ventrale. Da notare, in confronto con la Fig. 8 della tavola precedente, come le due pliche opercolari si sono riunite fra di loro e sono cresciute in direzione caudale nelle parti laterali, in modo che il loro

margine libero ha assunto direzione quasi perfettamente trasversale. Simmetria bilaterale perfetta dell'apertura del seno peribranchiale.

Fig. 12. — Saldatura della cavità peribranchiale quasi completata a destra, pochissimo progredita a sinistra.

» 13. — Girino visto un poco da sinistra, egualmente alle due figure successive. Saldatura della plica opercolare progredendo da destra anche oltre la linea mediana. Notevole progresso della chiusura anche a sinistra; formazione del limite ventrale della nicchia dell'arto anteriore sinistro ed inizio della formazione del canale spiracolare.

» 14. — Apertura della cavità peribranchiale ridotta ad un piccolo forame donde fuoriescono le appendici branchiali più dorsali del primo branchiomero postioideo.

» 15. — Prolungamento del margine rostrale del forame rimasto, a formare la parete ventrale del canale spiracolare definitivo.

Tavola 10.

Girini ai quali è stata asportata la cute per mettere a nudo gli organi sottostanti. (Fig. 16-29). Alle fig. 22-29 è stato asportato anche il mesenchima mediante un sottilissimo filo di vetro alla SPEMANN. Cfr. p. 136-7.

Fig. 16. — Mesoderma ancora completamente indifferenziato nella regione cefalica. Miotomi evidenti nella regione dorsale del mesoderma del tronco. Occhio non ancora inglobato rostralmente dal mesoderma. Impronta sul mesoderma della capsula acustica che si va approfondendo dall'ectoderma. Strisce nervose del VII, IX e X sovrapposte al mesoderma col quale il primo ha già preso intimi rapporti nella parte ventrale (Cfr. Fig. 54).

» 17. — Inglobamento più avanzato dell'occhio da parte del mesoderma. Comparsa dell'estremità esterna della tasca entodermica io-mandibolare attraverso il mesoderma. Scomparsa della striscia nervosa del VII come tale nella massa mesodermica ioidea che si va formando.

» 18. — Completo inglobamento mesodermico rostrale dell'occhio. Individuatizzazione anche caudale del branchiomero ioideo per la formazione del solco io-branchiale al quale a poca profondità corrisponde la seconda tasca entodermica. Allontanamento della striscia del IX da quella del X per accrescimento della regione branchiomerica caudale.

» 19. — Anche le tasche branchiali entodermiche poste rostralmente al primo ed al secondo branchiomero postioideo hanno raggiunto col loro margine esterno la superficie cutanea. Da notare il livello molto dorsale raggiunto dall'estremità dorsale di tali tasche. Subito caudalmente alla parte dorsale della tasca io-mandibolare si riconosce il decorso ancora superficiale del VII e caudalmente alla parte dorsale della successiva è visibile un tratto del IX. La capsula

acustica è completamente incastrata nel mesoderma, l'impronta olfattiva è molto profonda.

Fig. 20. — Individualizzazione progredita del mesoderma del branchiomero mandibolare; inizio del rigonfiamento del mesoderma della parte dorsale del primo branchiomero postioideo. Iniziale riduzione della parte dorsale delle tasche branchiali entodermiche ed iniziale rotazione laterale della loro estremità dorsale.

» 21. — Riduzione della parte ventrale della tasca entodermica io-mandibolare in relazione alla progressiva individualizzazione del m. submandibularis. Progresso della riduzione e rotazione notate precedentemente per le tasche entodermiche successive e del rigonfiamento del mesoderma corrispondente alle appendici branchiali. Netta differenziazione nella regione ventrale fra il mesoderma branchiomerico ed il mesoderma pericardico.

» 22. — Essendo stato asportato anche il mesenchima, è visibile la progressiva individualizzazione dei varii organi della regione branchiomerica rostrale. Da notare l'individualizzazione del m. submandibularis, del lobo della tasca entodermica io-mandibolare che darà origine alla tuba, le modificazioni della parte ventrale del mesoderma ioideo, e specialmente la direzione del IX e la sua posizione relativamente al resto del mesoderma del 1° branchiomero postioideo.

» 23. — Riduzione ulteriore della tasca entodermica io-mandibolare; differenzazione avanzata del m. orbitohyoideus e subhyoideus ed iniziale rotazione rostripeta dell'estremo dorsale del primo. Inizio della formazione dei muscoli depressori della mandibola. Individualizzazione ulteriore del lobo della tuba.

Tavola 11.

Fig. 24. — Differenziazione molto progredita dei muscoli derivati dal mesoderma branchiomerico ioideo. Notevole rotazione ulteriore dell'orbitohyoideus ed allungamento rostripeto dei depressori della mandibola. Nell'angolo compreso fra queste due formazioni si nota l'estremità esterna del diverticolo della tuba, ultimo residuo della parte dorsale della tasca iomandibolare. Distanza sempre maggiore del decorso del IX dalla linea di origine delle appendici branchiali del primo branchiomero postidoeo. Notare i rapporti topografici del primo accenno della parte ventrale della cavità peribranchiale con la musculatura ioidea.

» 25. — Progressivo allontanamento in direzione caudale-ventrale dell'estremità dorsale dei branchiomeri postioidei dalla capsula acustica e dal IX, e sempre maggiore inclinazione rostrale-ventrale del decorso di questo. Accrescimento della cavità peribranchiale ed evidenza della partecipazione del primo branchiomero postioideo alla sua formazione. È visibile anche il diverticolo dorsale della cavità peribranchiale, formato dall'adesione della parte dorsale dei branchiomeri più caudali con la parete addominale.

Fig. 26. Estensione del diverticolo dorsale e della parte ventrale del seno peribranchiale fino alla loro confluenza. Ulteriore aumento della regione dorsale-rostrale del primo branchiomero postioideo interposta fra il decorso del IX e la linea di inserzione della lamina interna della plica opercolare latero-ventrale.

» 27. — Accrescimento caudale della plica opercolare ormai continua anche nella regione laterale. Progressivo aumento in lunghezza del m. orbitohyoideus che raggiunge oramai il livello dell'occhio.

» 28. — Topografia della cavità peribranchiale quasi completamente conformata. È anche visibile il diverticolo corrispondente al primo abbozzo dell'arto anteriore.

» 29. — Cavità peribranchiale appena completata, aperta mediante l'asportazione della parete laterale. Da notare come il primo branchiomero postioideo ricopre i successivi, e la topografia dell'abbozzo dell'arto rispetto ai branchiomeri e al pronefros. Forma triangolare della sezione del canale di comunicazione ventrale fra le due cavità peribranchiale, di cui la parete rostrale-dorsale è formata dalla regione pericardica, la caudale-dorsale dalla regione addominale, e la ventrale dal piccolissimo accrescimento caudale della plica opercolare ventrale.

Tavola 12

Girini ai quali è stata asportata la cute (e per le Fig. 32-36 anche il mesenchima), visti dalla parte ventrale.

Fig. 30. — Assenza di mesoderma ventrale nella regione più rostrale del capo.

» 31. — Restringimento delle dimensioni trasversali del capo al livello del limite caudale della regione branchiomerica, allungamento della regione rostrale del capo. Individualizzazione del m. submandibularis attorno all'area ventrale priva di mesoderma e suoi rapporti con la regione più dorsale del mesoderma del branchiomero mandibolare. Avvicinamento verso la linea mediana dei due abbozzi del m. subhyoideus.

» 32. — Aumento delle dimensioni trasversali al livello del branchiomero ioideo. Avanzata differenziazione del m. submandibularis; parte ventrale delle tasche entodermiche io-mandibolari già in riduzione; m. subhyoideus non ancora impari.

» 33. — Dimensioni trasversali della regione al livello del branchiomero ioideo ancora maggiori di prima. Il limite caudale della plica opercolare si è allontanato da questo muscolo, formando i due seni laterali ventrali, mentre sulla linea mediana (corrispondente alla parte caudale degli organi adesivi) non si verifica lo stesso e la regione pericardica resta ad immediato contatto con la pelle esterna.

» 34. — Maggiore aumento delle dimensioni trasversali, specialmente al livello del muscolo subhyoideus ed accrescimento caudale della cavità peribranchiale. Notare per questa come il suo limite rostrale si va allontanando dalla linea mediana con forte inclinazione rostrale. In confronto con la figura precedente si vede come l'inclinazione

rostrale-mediale dei branchiomeri postioidei è divenuta molto più sensibile.

Fig. 35. — Topografia della cavità peribranchiale quasi completamente formata. Notare la piccola estensione rostrocaudale della plica opercolare sulla linea mediana.

» 36. — Cavità peribranchiale appena completata. A destra è stata asportata la parete ventrale per mostrare la posizione relativa dei branchiomeri postioidei e la direzione della parete dorsale della cavità peribranchiale che nella parte laterale contribuisce all'individualizzazione della loggia dove nuotano le appendici branchiali, già numerose, ma non ancora ramificate come nel girino adulto. Notare anche la riduzione fortissima della linea per la quale la cavità peribranchiale tocca il m. subhyoideus (cfr. spec. Fig. 33), ciò che è in relazione con la riduzione quasi completa della prima fessura branchiale postioidea.

Tavola 13

Girini ai quali è stata asportata la regione dorsale del capo e la parete dorsale della cavità faringea per mostrare l'aspetto interno della parete ventrale di tale cavità. A causa della inclinazione rostrale-ventrale della parte del capo in questione negli stadii precoci, le prime figure sono disegnate guardando il girino da un punto posto non solo dorsalmente, ma anche un poco rostralmente ad esso.

Fig. 37. — Rilievi branchiomerici interni evidenti. Da notare specialmente la breve distanza interposta fra il margine rostrale del branchiomero ioideo e la estremità orale della cavità faringea.

» 38. — Aumento delle dimensioni trasversali della regione branchiomerica. Aumento della regione preioidea. Riduzione della sporgenza interna del branchiomero ioideo.

» 39. — Completo appianamento del rilievo ioideo. Comparsa del rilievo che limita le estremità ventrali dell'apertura interna delle tasche entodermiche poste caudalmente al primo branchiomero postioideo. Aumento dell'area posta internamente a tale rilievo, specialmente nella sua parte più rostrale. Conseguente inclinazione rostrale, oltre che ventrale e mediale dei branchiomeri postioidei. Scomparsa dell'apertura interna dell'infundibulo tiroideo.

» 40. — Notevole accrescimento ulteriore del rilievo che darà origine alla plica rostrale; progressiva apertura della estremità rostrale della parte posta medialmente ad essa e della inclinazione rostrale dei branchiomeri postioidei. Riduzione dell'apertura faringea della fessura io-branchiale posta rostralmente alla plica rostrale. Aumento sempre maggiore della regione preioidea.

» 41. — Dimensioni trasversali notevolissime della cavità faringea al livello del primo branchiomero postioideo, ed apertura rostrale completa del V formato inizialmente dall'abbozzo della plica rostrale; conseguente inclinazione rostrale ancora maggiore dei branchiomeri

postioidei. L'accrescimento caudale della plica rostrale ha individualizzata la regione respiratoria della faringe, da cui è escluso il residuo dell' apertura interna della prima fessura branchiale postioidea. Comparsa dei tubercoli della mucosa faringea.

Tavola 14

Girini visti dalla parte dorsale. A sinistra è stato asportato l'ectoderma. Nelle fig. 42, 44, 45, 47 è stato messo in evidenza il decorso dei nervi branchiomerici mediante parziale asportazione del mesenchima sovrastante mediante aghi di SPEMANN.

Fig. 42. — Iniziale sporgenza della regione branchiomerica. Notevole distanza fra essa e la parete addominale. Massima sporgenza laterale al livello del territorio del primo branchiomero postioideo.

» 43. — Accentuazione notevolmente maggiore del solco branchio-addominale per riduzione dello spessore trasversale del corpo a tale livello e forte aumento delle dimensioni trasversali della regione branchiomerica, specialmente al livello del primo branchiomero postioideo. Regione pronefrica molto sporgente. Conseguente iniziale avvicinamento della regione epibranchiale postioidea alla parete addominale.

» 44. — Spostamento caudale delle estremità dorsali dei branchiomeri postioidei più rostrali e conseguente approfondamento del solco branchio-addominale.

» 45. — Notevole aumento di dimensioni trasversali della regione addominale e dei branchiomeri postioidei. Grande avvicinamento della regione addominale laterale e della regione epibranchiale più caudale.

» 46. — Prima formazione del recesso dorsale della cavità peribranchiale per adesione della regione epibranchiale del terzo e del secondo branchiomero postioideo alla parete addominale.

» 47. — Adesione mediante la plica epibranchiale della regione dorsale dei branchiomeri postioidei alla parete addominale.

Tavola 15

Girini visti di lato, ai quali è stata asportata la pelle ed il mesoderma, in modo da mettere allo scoperto la parete esterna dell'entoderma e delle tasche branchiomeriche che esso forma. Il sistema nervoso con le radici del V, VII, IX, X, la capsula ottica ed acustica, la corda dorsale, la regione cardiaca, il fegato, il pancreas e l'intestino postbranchiomerico sono semplicemente accennati per mostrare i loro rapporti volumetrici reciproci.

Fig. 48. — Formazione della tasca io-mandibolare e della prima successiva. Quest'ultima però è ancora completamente ricoperta dal mesoderma (cfr. Fig. 17). Iniziale formazione della tiroide nel punto della linea mediana ventrale corrispondente al prolungamento delle tasche io-mandibolari e subito rostralmente al limite rostrale del mesoderma

ventrale. Mesoderma di piccolissimo volume nella regione cardiaca.

Fig. 49. — Forte sporgenza laterale delle tasche entodermiche ancora quasi perfettamente dorso-ventrali. Notevole aumento dello spazio occupato dalla regione cardiaca a spese di quello precedentemente occupato dall'entoderma branchiomerico postioideo e post-branchiomerico.

» 50. — Inclinazione rostrale-ventrale-mediale delle prime tasche entodermiche. Notevolissimo accrescimento volumetrico della regione cardiaca per la riduzione della regione occupata prima dalla parte postbranchiomerica dell'endoderma e per l' appiattimento iniziale della cavità faringea. Allungamento e peduncolamento della tiroide.

» 51. — Rotazione laterale-ventrale-caudale delle estremità dorsali dei branchiomeri postioidei e perdita di parallelismo fra la prima tasca postioidea e le successive. Riduzione iniziale della parte ventrale della tasca io-mandibolare. Iniziale formazione del lobo della tuba nella parte dorsale di essa.

» 52. — Progredita riduzione della tasca io-mandibolare nella parte ventrale. Diverticolo della tuba molto accresciuto nella parte dorsale. Rotazione ventrale delle estremità dorsali della 2ª 3ª e 4ª tasca postioidea, ancora più accentuata (da aumento delle dimensioni trasversali della parete faringea dorsale). Tiroide distaccata. Iniziale individualizzazione della regione orale.

» 53. — Aumento sempre maggiore della regione cardiaca (anche maggiori di quando non appare, essendo in parte coperta dalla regione branechiomerica della faringe). Grandissimo aumento della distanza fra il margine esterno della prima e quello della seconda tasca postioidea e spostamento consecutivo dell'estremità dorsale di questa e delle successive sempre più in direzione caudale. Dimensioni sempre maggiori della parete faringea dorsale onde i margini distali delle tasche entodermiche, ruotati ventralmente, non sono più visibili di lato. Progredita individualizzazione della regione orale.

Tavola 16.

Fig. 54. — Sezione trasversale a livello del IX, di cui si vede decorrere l'abbozzo primitivo in direzione esattamente dorso-ventrale all'esterno del mesoderma. Cavità faringea di notevoli dimensioni dorso-ventrali.

» 55 8. — Sezioni trasversali a livello della capsula acustica.

» 55. — Iniziale formazione del pericardio. Leggero appiattimento della cavità faringea.

» 56 — Mesoderma molto più lasso. Aumento delle dimensioni trasversali e diminuzione di quelle dorso-ventrali della cavità faringea. Progredita differenzazione ed aumento delle dimensioni della regione cardiaca.

» 57. — Maggiore appiattimento della cavità faringea ed aumento notevole delle dimensioni della capsula acustica e della regione cardiaca.

Fig. 58. — Straordinario appiattimento della cavità faringea, di dimensioni trasversali notevoli. Regione cardiaca e capsula acustica di dimensioni anche maggiori di prima. Per l'inclinazione dei branchiomeri postioidei, nel taglio vengono incontrati il primo, il secondo ed terzo. La plica opercolare di destra scende più ventralmente di quella di sinistra ed ambedue a questo livello sono in continuità con il primo branchiomero postioideo.

» 59. — Sezione longitudinale. La plica opercolare formata esternamente da ectoderma che va differenziandosi in cute ed internamente in epitelio della cavità peribranchiale, va avvicinandosi al punto dove l'ectoderma dell'addome che va differenziandosi in cute passa nella parte che va differenziandosi in epitelio della cavità peribranchiale. Non esistenza di plica addominale rostripeta.

« 60. — Abbozzo dell'arto anteriore al momento della sua chiusura nella cavità peribranchiale. Netto limite tra la differenziazione cutanea e l'epitelio della cavità peribranchiale.

Ricevuto il 30 Agosto 1913. Finito di stampare il 23 Febbraio 1914.

Studii sullo sviluppo d'*Icerya purchasi* Mask.

Parte III. — Osservazioni di embriologia.

pel

Prof. Umberto Pierantoni

con le tavole 17 a 19
e 6 figure nel testo

Introduzione

Facendo seguito alla memoria sulla spermatogenesi e l'ermafroditismo d'*Icerya* (1913. **2**), chiudo con la presente la serie delle osservazioni su questo interessante coccide, esponendo alcuni dati dello sviluppo embrionale, con lo scopo di porre in completa luce la evoluzione della massa polare e la formazione degli organi simbiotici dell'adulto, ricostruendo così l'intero ciclo evolutivo ereditario degli organi medesimi e dei simbionti. Ora poichè gli organi simbiotici (micetomi di altri autori) hanno una notevole importanza nella organizzazione dei coccidi che ne sono provvisti, per la completa illustrazione della loro genesi, mi occorrerà di occuparmi anche della origine embrionale e formazione di altri sistemi organici, e di esporre quindi il risultato di osservazioni di embriologia, che varranno a chiarire alcune quistioni a questa inerenti.

Assai scarse, se non del tutto assenti nella letteratura, sono le conoscenze sulla embriologia dei coccidi, che pur tanta importanza hanno così nella scienza pura come nella applicata, per i rapporti con l'entomologia agraria. Tranne qualche antico dato, dovuto agli studii del Metschnikoff e del Targioni-Tozzetti, nessun autore antico nè recente si è mai occupato dell'argomento, mentre, fra gli omotteri più prossimi, assai frequenti furono in ogni tempo le osservazioni vertenti sullo sviluppo degli afidi, compiute specialmente, per dire dei maggiori e più recenti, per opera di Balbiani, Will, Vitlaczil ed Hirschler. Ma di questi soltanto l'ultimo potette dare un giusto valore alle parti componenti l'em-

brione, per la conoscenza oramai acquisita alla scienza, del valore della massa polare e del pseudovitello, che anche in questi omotteri si rinviene, e che giuoca una parte così importante nello sviluppo e nella organizzazione dell'embrione. È perciò ai risultati delle osservazioni sugli afidi che dovrò più spesso riferirmi nei confronti che istituirò nel mio studio.

Nel tempo trascorso fra la pubblicazione delle prime note riguardanti l'argomento della simbiosi d'*Icerya* e la redazione del presente lavoro definitivo sono stati pubblicati varii studii che confermano, ed aumentano le conoscenze finora acquisite su questo capitolo della organizzazione degli insetti. Due fra questi, dovuti al Buchner, contengono un ampio riassunto delle mie osservazioni, e, per quello che riguarda *Icerya*, il microrganismo simbiotico viene descritto con un nuovo nome generico e specifico.

Nel ringraziare il Buchner di aver voluto dedicarmi la specie, formulo l'augurio che questo, come gli altri innumerevoli microrganismi che esplicano la loro attività nella simbiosi cogli omotteri, trovino presto una completa illustrazione tanto della loro morfologia che della biologia, per opera di micologi e fisiologi, che possano portare al di là del campo della zoologia l'interessante analisi dell'attività di queste forme organiche fuori e dentro l'organismo ospitatore.

Compio allo stesso tempo il grato dovere di ringraziare ancora una volta il prof. Fr. Sav. Monticelli che, quale direttore dell'Istituto in cui queste ricerche furono compiute, facilitò in ogni modo il buon andamento di esse, fornendomi i mezzi necessarii.

I. Cenni sulla segmentazione e sulla formazione del blastoderma

Nelle uova che hanno appena compiuto il processo di maturazione, che fu oggetto di particolareggiata descrizione nella prima parte del presente studio, si nota il nucleo di segmentazione alquanto spostato verso il polo anteriore, nella massa del vitello dell'uovo (v. mem. I. Tav. 20, fig. 96 *nus*). Il primo fuso di segmentazione si orienta in direzione del polo posteriore dell'uovo, per modo che i due primi blastomeri vengono a trovarsi in posizione approssimativamente corrispondente ai due fuochi dell'elissoide rappresentato dall'uovo. Da questi primi due blastomeri tosto

si formano, mediante segmentazioni radiali, altre cellule verso la periferia dell'uovo, e queste tendono ad accostarsi sempre più alla membrana vitellina, ove alcune cellule originatesi dalle divisioni radiali, iniziano le divisioni tangenziali che daranno luogo alla formazione del blastoderma. Questa maniera di segmentazione io ritengo che nel suo complesso debba somigliare a quella studiata da Will (1883 e 1888), Witlaczil (1884) e Hirschler (1912) negli afidi, salvo differenze di particolari, riguardanti il fatto, messo in evidenza dal Hischler, che il nucleo di segmentazione ha, in quegli animali, posizione periferica o centrale, ed in ogni caso ha rapporti, mediante un braccio protoplasmatico, con la periferia dell'uovo, ciò che non si verifica nel caso da me studiato.

Una fase molto importante dell'embriologia degli insetti è senza dubbio quella che riguarda la formazione del blastoderma, la quale, nel nostro caso, assume anche maggiore interesse pei rapporti con la massa polare che trovasi inclusa nell'uovo.

La formazione del blastoderma ha luogo principalmente per la moltiplicazione in senso radiale dei blastomeri che hanno occupato posizione periferica nel primo processo di segmentazione. Ciò si vede chiaramente nella Figura 1 che rappresenta un taglio di un uovo in questa fase dello sviluppo, dove si vede che la massima attività moltiplicativa dei blastomeri è rappresentata in questa fase dalle divisioni tangenziali dei blastomeri periferici (*blp*) che sono quasi tutti in mitosi.

È tuttavia da notare che qui, a differenza di quanto avviene talora secondo l'Hirschler nella formazione del blastoderma degli afidi, non sembra concorrere alla formazione di esso la totale migrazione delle cellule centrali, ma varie cellule restano nel vitello, per modo che vi è sempre uno stadio in cui i nuclei di segmentazione sono uniformemente sparsi nella massa dell'uovo, ed un altro nel quale, pur restandone nel mezzo, prevalgono in numero ed in attività moltiplicativa quelli della periferia. Le cellule periferiche, nell'atto di formare il blastoderma, hanno una forma sempre meno irregolare in confronto con le centrali, a misura che divengono più numerose, e che tendono a completare lo strato. Quest'ultimo non costituisce mai un sincizio, quale fu descritto in varii insetti, ma un tessuto di cellule più o meno lascamente da prima e poi strettamente riunite fra loro, ma che mostrano sempre evidenti i loro limiti.

Le divisioni che danno luogo alla formazione del blastoderma, come quelle delle cellule interne, avvengono sempre per mitosi, e non presentano alcun sincronismo, e senza alcuna traccia del sincronismo per zone, che fu spesso osservato nella embriologia degli insetti.

Quando il blastoderma è completo esso si presenta come uno strato fitto di cellule, costituenti un epitelio pavimentoso, e nell'interno il vitello si mostra costituito da una massa ampiamente vacuolata; le cellule vitelline, originatesi dai nuclei centrali della prima segmentazione, sono migrate anch'esse verso la parete (Fig. 2 *nv*), ove, nel maggior numero, si addossano alla sottilissima membrana blastemica (vitellina o peritrofica primitiva sec. Berlese) appena visibile, che divide lo strato blastordemico dal vitello interno (*mb*).

II. La massa polare e le cellule iniziali germinali nelle prime fasi dello sviluppo

La formazione del blastoderma avviene in modo uniforme in tutta la superficie dell'uovo; essa merita pertaoto una speciale attenzione nella parte corrispondente al polo posteriore, poichè, sia per la presenza della massa polare, sia per l'origine delle cellule germinali, in quel punto il processo varia alquanto dalle linee generali più sopra enunciate.

Come è detto nella prima memoria del presente studio, nel momento in cui l'uovo ha compiuto il processo di maturazione, quando cioè, avvenuta o non la fecondazione, il nucleo di segmentazione si trova spostato verso il polo anteriore. al polo posteriore si trova la massa polare, costituita da un ammasso di blastomiceti (*Coccidomyces pierantonii* Buchner 1910, 1912), in numero di circa cento individui, circondati da una membrana involgente, anista, simile alla membrana blastemica che in seguito limita il blastoderma dal vitello dell'uovo.

Le cellule che si originano dai blastomeri primitivi si distinguono in due sorta: alcune sono presso la parete. ed ivi dividendosi tangenzialmente si dispongono al polo posteriore in continuazione delle blastodermiche, altre non raggiungono la parete e si addossano alla massa polare e la avvolgono e compenetrano con la loro porzione protoplasmatica (Fig. 7). Dalla prima sorta di cellule, se ne

distinguono alcune notevolmente più grandi delle altre, le quali, moltiplicandosi producono due masse, che da questo momento in poi fino ad un dato stadio dello sviluppo si rinvengono sempre ai lati della massa polare, e che costituiscono le cellule iniziali genitali. Gli elementi dell'altro tipo, riferibili alla categoria delle cellule vitelline, restano in rapporto con la massa polare, e formeranno le cellule proprie dell' organo simbiotico (grosse cellule a corpuscoli), come sarà detto in seguito.

L'origine di queste due sorta di cellule si riconosce nelle Figure 8, 11, 12; nella prima di queste si nota una cellula (*cos*) con nucleo simile ai nuclei delle cellule vitelline (*cv*), e si vede ancora una di queste cellule vitelline (*cv'*) che è in via di dividersi mitoticamente in direzione della massa polare; queste cellule della prima sorta involgendo la massa polare costituiscono le cellule iniziali dell'organo simbiotico e sono visibili anche nelle successive figure 9, 11, 12, 13 (*cos*).

Nella stessa Figura 8 si osserva il blastoderma in via di formazione, costituito ancora da cellule lascamente riunite (*bl*), ed in via di dividersi anche in prossimità della massa polare (*bl'*), e nell'altre Figure 11 e 12 il blastoderma è già formato (*bl*), e quelle attigue alla massa polare alcune cellule (*cg*) più grosse sono le oellule iniziali germinali, di cui due nella Fig. 12 (*cg'*) si vedono già comprese nel blastoderma per costituire con le altre l' inizio di quelle masse che sono visibili anche nelle Fig. 9 e 13 (*cg*) e che costituiscono l'abbozzo delle gonadi; in queste, come nelle altre figure, i nuclei delle cellule della massa polare, i quali si moltiplicano assai lentamente, e quindi si conservano assai più grossi degli altri, presentano ancora l'aspetto di nuclei vitellini.

In fondo, per quel che riguarda le cellule iniziali germinali, le cose non avvengono diversamente da quanto è stato osservato in molti altri insetti, e, per parlare dei più prossimi, negli afidi, nei quali ultimo l'Hirschler descrive l'origine del pseudovitello (che in quel caso è l'omologo della massa polare) come una sorta di zaffo o turacciolo, di quella che egli considera come apertura della blastula (blastoporo); salvo che egli, come coloro che lo precedettero nello studio (Will e Witlaczil), assegna anche alle cellule vitelline la formazione dell'abbozzo genitale, mentre nel caso d'*Icerya*, come s'è visto, questo abbozzo è piuttosto da ricercarsi fra le cellule che si sono disposte alla periferia per costituire il blastoderma, e quindi fra le vere cellule bastodermiche del polo posteriore. Tale interpretazione

è d'accordo con quanto fu osservato anche nella embriologia di molti altri insetti e fra l'altro in *Clytra* da Lecaillon (1898) e nei crisomelidi da Friederichs (1906), il quale ultimo nota che gli abbozzi genitali costituiscono una chiusura del blastoporo, e sono perciò in continuazione con lo strato blastodermico, come risulta anche dalle sue figure. D'altra parte è da notare che la differenza fra l'origine delle cellule genitali negli afidi e in *Icerya* è in fondo soltanto formale, dato che le cellule iniziali del blastoderma sono, come le vitelline, cellule originate dai primi blastomeri, salvo che quelle si sono ordinate lungo la parete dell'uovo, mentre queste sono rimaste nel vitello. Tuttavia volendo fare la distinzione basta osservare la Figura 2 per concludere che le iniziali genitali (*cg*) somigliano assai più alle cellule del blastoderma (*bl*) che a quelle del vitello (*nv*), e che, quindi, anche quando non se ne potesse seguire l'origine, sarebbero da riferire a quella categoria di cellule.

Per quel che riguarda la esistenza di un blastoporo, da molti ammessa nella embriologia degli insetti, è da notare, nel caso d'*Icerya*, che, quantunque qui si trovi una formazione esattamente omologa al pseudovitello degli afidi, e cioè la massa polare [omologia che io già per il primo dimostrai in precedenti lavori, (1910, 1911)], pure non vi è una fase in cui il blastoporo si mostra evidentemente aperto, dato che esso si voglia far corrispondere alla zona posteriore di blastoderma in cui si trova la massa polare prima e l'abbozzo genitale poi. Nè nel nostro caso si può dire che la massa polare costituisca come un turacciolo del blastoporo, come dice Hirschler avvenire dell'abbozzo del pseudovitello negli afidi. poichè la massa polare, come si è descritto innanzi, non impedisce la chiusura ed il completamento dello strato blastodermico, trovandosi internamente nel vitello; completamento che, come s'è visto, accade per opera di elementi blastodermici differenziati in iniziali genitali, i quali nulla hanno di comune con le cellule vitelline che involgono la massa polare. L'esistenza di blastoporo quindi nel nostro caso ha un valore più che mai ideale, come del resto non ha, a mio avviso importanza di fatto concreto nel caso degli afidi, dato che esso è prodotto dal semplice fatto che il pseudovitello impedisce in quel punto il completamento del blastoderma, rimanendo incuneato in esso.

III. Formazione della striscia germinativa e dei foglietti embrionali

I coccidi, come gli afidi ed i libellulidi, sono insetti ad embrione eminentemente endoblastico, compreso cioè nella massa del vitello; la striscia germinativa è perciò circondata da ogni lato da questo.

Il processo di formazione dell' embrione si inizia con la formazione della piastra ventrale, che appare nelle uova poco dopo la formazione del blastoderma, pel fatto che, mentre questo tende ovunque ad acquistare un aspetto di epitelio appiattito (pavimentoso), nella porzione postero-ventrale si conforma invece ad epitelio cilindrico, con cellule prismatiche sempre gradualmente più alte, dagli orli verso il centro della piastra. Il centro della piastra ventrale corrisponde presso a poco alla regione del blastoderma in cui trovansi le cellule iniziali germinali e la massa polare. Le cellule blastodermiche di questa regione presto incominciano a propagarsi verso l'interno del vitello, mentre esternamente si nota una infossatura o solco, che attraversa la superficie blastodermica in senso trasversale (Fig. 3 *pv*). L'inizio quindi della formazione della striscia germinativa è ad un tempo un processo di proliferazione interna delle cellule centrali della piastra germinativa, e di invaginazione della regione medesima; e ciò è dimostrato con evidenza dall'esame dei tagli di uova all' inizio del processo di formazione dell' embrione (Fig. 10), in cui l'abbozzo della striscia germinativa appare fatto da due sorta di cellule: alcune più esterne simili a quelle della piastra (cellule invaginate, *ce*), e da cellule più interne, in fasi di attiva moltiplicazione, allungate nel senso postero-anteriore dell'uovo, in direzione cioè della propagazione interna della striscia germinativa (*ci*). La fenditura corrispondente alla invaginazione è visibile anche su uova vive a chorion diafanizzato (Fig. 4 *pv*).

Coll'accrescersi della striscia germinativa all'interno dell'uovo questa accenna ad acquistare sempre più il carattere di una invaginazione, perchè il solco esterno si fa sempre più profondo e si estende per tutta la larghezza della striscia, per modo che la striscia germinativa appare in sezione fatta da due strati, aventi presso a poco il medesimo spessore, l' uno rivolto verso la parte ventrale (Fig. 5 *am*), l'altra verso la dorsale dell'uovo (Fig. 5 *ect*). Lo strato dorsale solo più tardi diventa assai più sottile e formerà

l' amnios, mentre l' altro stato costituirà, come di consueto nella embriologia degli insetti, l'embrione.

Poichè l'invaginazione della piastra ventrale si inizia proprio in corrispondenza del punto ove trovasi la massa polare, questa, col propagarsi della striscia germinativa, viene spinta all' interno del vitello (Fig. 4, 5 *mp*), e cammina all'estremo di questa in senso postero - anteriore; però prima che questo estremo raggiunga il polo anteriore dell'uovo, si sposta lievemente, in modo che in seguito non si troverà più all' estremo della striscia, ma poco prima dell'estremo, spostato ventralmente rispetto all'uovo, e rispetto alla posizione definitiva che occuperà l' embrione dopo la blastocinesi (Fig. 5, 6 *mp*). Uguale disposizione occuperanno le iniziali germinali (*cg*), formanti due gruppi di cellule ai lati della massa polare. Prolungandosi la striscia germinativa entro il vitello, prima di raggiungere col suo estremo il polo posteriore, si incurva, costituendo una forma di S. Durante questo processo di accrescimento appaiono le prime cellule mesodermiche, che si mostrano nei tagli come cellule da prima sparse sull'ectoderma, poi formanti un lasco strato sulla porzione ventrale della striscia, in istretto contatto cioè con lo strato formatore dell'embrione (ectoderma primitivo). Nei tagli sagittali questo mesoderma iniziale appare come una serie longitudinale di cellule distaccate le une dalle altre, correnti lungo la striscia germinativa (Fig. 5-6 *mes*).

Nello sviluppo della striscia germinativa e la comparsa delle prime cellule mesodermiche, la massa polare non muta l' aspetto che aveva durante la formazione del blastoderma, essendo costantemente fatta dal piccolo ammasso di sferule comprese in cellule che sono le stesse poche cellule embrionali che si originarono colla segmentazione dei primi blastomeri (v. pag. 4-5). Nella Figura 13, che rappresenta un taglio trasversale passante per la striscia germinativa e per la massa polare in un embrione pressochè nello stesso stadio di quello del quale una sezione sagittale è disegnata nella Fig. 6, si vede in basso la massa polare nelle suddette condizioni, avente ai lati i due gruppi delle iniziali germinali (*cg*). Ma coll'accrescersi del numero delle cellule mesodermiche, per costituire il fitto strato aderente alla striscia embrionale, queste circondano, da prima lascamente riunite ed in ordine sparso, la massa polare (Fig. 9 *mes*), poi si ravvicinano sempre più aumentando di numero per formare su di essa un rivestimento in un solo strato di cellule (Fig. 22 *mes*), che tendono ad appiattirsi per formare un epitelio piatto. Le poche

grosse cellule, nel cui plasma sono contenuti i corpuscoli, restano così inglobate in questo strato epiteliale che è l'inizio dello strato epiteliale che involgerà gli organi a blastomiceti dell'adulto, mentre le cellule inglobate sono le cellule proprie degli organi medesimi (organi simbiotici od a blastomiceti). Nella Fig. 25, che corrisponde per posizione alla sezione rappresentata nelle Fig. 13 e 24 tratte da un embrione ancora più avanzato, questo epitelio involgente della massa polare è divenuto assai più appiattito, raggiungendo la forma che ha nell'organo adulto

Seguendo lo sviluppo del mesoderma si può iniziare anche lo studio della formazione dei complessi cellulari destinati a produrre l'intestino medio, noti sotto il nome di endoderma secondario.

Il mesoderma coll'accrescersi non si presenta più come uno strato uniforme, seguente in tutta la sua lunghezza la striscia germinativa, ma, come può ben rilevarsi in sezioni sagittali di uova embrionate con striscia germinativa ad S, mostra dei punti in cui le cellule sono in numero maggiore, costituendo dei gruppi o rilievi disposti serialmente.

Sono questi i cumuli mesodermici, già noti nella embriologia di altri insetti. Di questi, poco dopo l'apparizione del mesoderma (Fig. 14 *cm*) se ne notano in tutta la distesa della striscia nove o dieci. Essi corrispondono ai punti di curvatura dello strato ectodermico, il quale in questo stadio si trova sul punto di ripiegarsi per formare le estroflessioni corrispondenti all'abbozzo delle appendici (Fig. 14), mentre in corrispondenza dei tratti di ectoderma intermedii fra le ripiegature successive il mesoderma si infossa nell' ectoderma, riempiendo degli spazii che questo forma foggiati a guisa di escavazioni; per tal modo il mesoderma viene alternativamente a formar cumuli nei punti ove l'ectoderma si ripiega, e a riempire incavi nei punti intermedii ove questo s'infossa.

Credo di poter interpretare questi cumuli come effetto di un'attiva proliferazione delle cellule mesodermiche per la produzione del mesoderma delle appendici; e ciò mi sembra dimostrato anche dal fatto che, poco più tardi, quando le appendici sono sul punto di formarsi e la striscia si presenta ondulata, della maggior parte di questi cumuli non vi è più traccia, essendosi le cellule mesodermiche di nuovo ugualmente ripartite lungo l'ectoderma di cui seguono il decorso ondulato (Fig. 16 *mes*, *ect*).

Ma i cumuli mesodermici non scompaiono tutti col prodursi delle ripiegature corrispondenti alle appendici. Ve ne sono due, il

più prossimo all'estremo cefalico ed il più prossimo all'estremo codale, che persistono, ed in corrispondenza di ciascuno di essi si forma un'invaginazione dell'ectoderma: di queste l'anteriore è l'abbozzo dello stomodeo (Fig. 14 e 16 *std*) e la posteriore l'abbozzo del proctodeo (*ptd*) Queste due invaginazioni si spingono col loro fondo cieco entro i due cumuli innanzi descritti, trasportando seco le cellule, destinate a contribuire in diversa misura (e cioè il cumulo proctodeale più dello stomodeale) alla formazione dell'intestino medio. Per tale destino, come si riscontra anche in altri insetti, i due cumuli suddetti o per lo meno la loro parte più saliente, trasportata dall'estremo delle invaginazioni, acquista il valore morfologico di endoderma secondario. Ma di ciò verrà detto più estesamente in un prossimo capitolo.

IV. Formazione dell'abbozzo embrionale

Un periodo molto caratteristico nella evoluzione embrionale degli insetti, è quello in cui la fascia o striscia germinativa si trasforma in un vero abbozzo di embrione, acquistando i caratteri inerenti ad una grossolana forma d' insetto. Tali caratteristiche consistono principalmente nello accennarsi prima, e delinearsi poi delle appendici, delle quali già un accenno è da riscontrarsi nelle ondulature della striscia embrionale corrispondenti ai cumuli mesodermici, di cui è parola nel precedente capitolo.

L'apparire e l'accentuarsi di queste ondulazioni è accompagnato da un corrispondente allontanamento dell'amios dall'ectoderma in molti punti della striscia, e specialmente in corrispondenza dei punti intercedenti fra due abbozzi di appendici consecutive (Fig. 15, 16 *am*).

Osservando la striscia germinativa *in toto*, al momento in cui va formandosi l'abbozzo embrionale, e, guardandola di fronte, le appendici ricominciano a sporgere come minuscole prominenze o bottoni, lungo il ventre dell'abbozzo, disposti in due serie longitudinali parallele (Fig. 17). Tali appendici sono in numero di sette paia, e cioè un paio d' antenne (*ant*) tre paia di pezzi boccali (*md*, *mx'*, *mx''*) e tre paia di piedi, corrispondenti alla regione toracica (*pt*). Tuttavia in embrioni più avanzati si vede anche un altro paio successivo di bottoncini, abbozzo di un primo paio di piedi addominali (Fig. 17 e 19 *pad*), che scompariranno coll'approssimarsi dell'embrione ad assumere alla forma larvale.

Durante il delinearsi delle pieghe ectodermiche, che, con la formazione delle appendici, costituiscono l'abbozzo embrionale, le altre parti già apparse durante la formazione della striscia variano di poco. L'ectoderma forma uno strato di cellule più compatto e determina col suo proliferare una regione cefalica vistosa, sebbene sempre in rapporto di continuità con la sierosa che involge tutto l'uovo. I cumuli mesodermici sono meno visibili perchè in essi sono comparse delle lacune, ed incominciano a separarsi dall'ectoderma una serie di ammassi di cellule ai lati dell'asse mediano del corpo, che nel loro insieme danno la serie delle placche formanti l'abbozzo del sistema nervoso. Il mesoderma frattanto si è meglio distinto dall'ectoderma, e mostrasi vacuolizzato nelle porzioni corrispondenti alle pieghe.

Lo stomodeo ed il proctodeo hanno progredito di poco, intanto, oltre le dimensioni che avevano all'inizio delle pieghettature della fascia germinativa. Essi si approfondano però un poco di più coi loro fondi ciechi entro le due masse mesodermiche che stituiscono i rispettivi cumuli.

La massa polare resta durante questo tempo al polo anteriore dell'uovo, in contatto col mesoderma della regione codale (Fig. 14-16 *mp*), ed il suo complesso di struttura non varia. I corpuscoli che a forte ingrandimento si possono scorgere nel suo interno, si mostrano di sovente della caratteristica forma allungata, corrispondente alla condizione di spiccata attività moltiplicativa di essi.

La massa polare è sempre fiancheggiata dai due gruppi di cellule iniziali genitali (*cg*). Col progredire degli abbozzi delle appendici, col formarsi e distaccarsi del sistema nervoso dall'ectoderma e colla formazione da parte di questo dei lobi cefalici si può dire che l'abbozzo embrionale è differenziato, avendo avuto inizio tutte le parti dell'individuo.

L'embrione in questo stadio conserva ancora la disposizione originaria, cioè con la parte corrispondente al capo verso il polo posteriore dell'uovo, con l'addome ricurvo verso il polo anteriore, col ventre verso il lato dorsale e col dorso verso quello ventrale dell'uovo. Nelle Figure 14, 15, 16 queste parti corrispondono rispettivamente alla inferiore, superiore, sinistra e destra di chi le guarda.

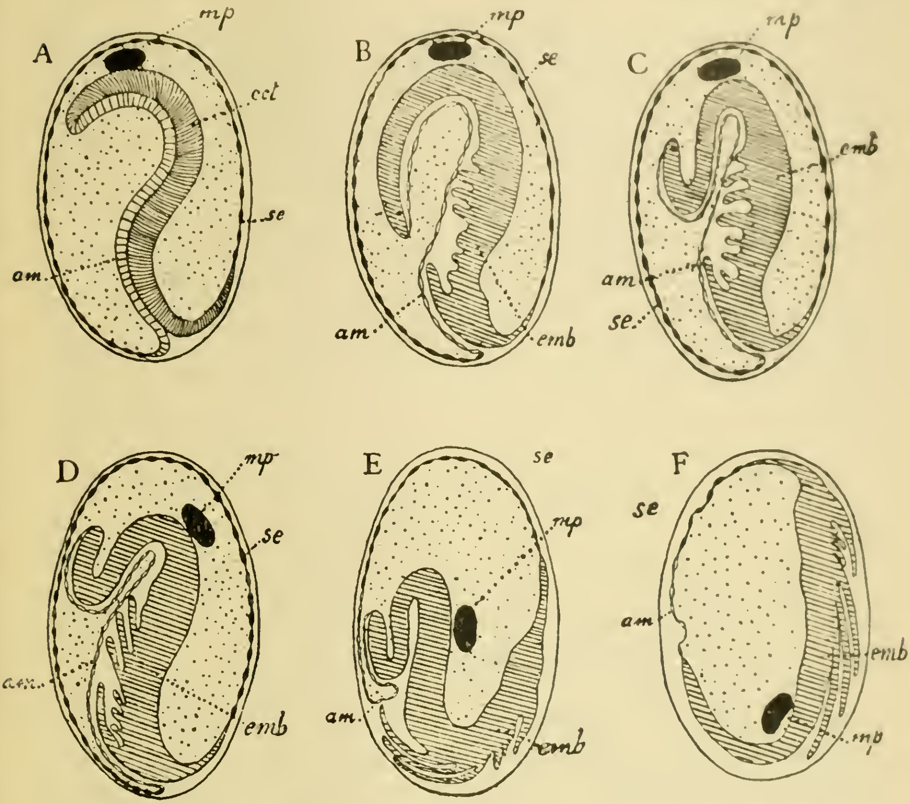
V. La blastocinesi

In un lavoro di recente pubblicazione (1913,1) ho illustrato sommariamente in un altro coccide (*Pseudococcus citri*) la maniera colla quale l'embrione, prossimo a completarsi in larva, si rivolge entro l'uovo per prendere la posizione morfologica definitiva. In *Icerya* i fatti avvengono in maniera analoga; non avrò quindi bisogno di dilungarmi molto su questa parte delle mie osservazioni.

Data la posizione originaria delle uova nell'ovario, corrispondente alla simmetria della femmina che le produce, la striscia germinativa essendosi originata per invaginazione dal blastoderma del polo posteriore, l'abbozzo embrionale appena completatosi si trova in posizione del tutto contraria alla simmetria suddetta, col capo cioè rivolto verso la parte posteriore, e col dorso verso la parte ventrale (Fig. 4-6 e 14-19). Quando s'inizia il processo della blastocinesi la regione cefalica dell'embrione si accosta ancora di più alla parete del polo posteriore dell'uovo, indi si ripiega in alto, striscia lungo la parete ventrale e risale lungo questa per migrare dal polo posteriore all'anteriore, trasportando seco le altre parti dell'embrione. La regione codale, che inizialmente si trova al polo anteriore, ripiegata ventralmente e con l'estremo rivolto verso il capo, già prima che cominci il ripiegamento suddetto del capo, incurva il suo estremo in senso dorsale; indi, durante il primo tragitto compiuto dall'estremo cefalico lungo la parete ventrale, la curvatura dell'embrione muta, in modo che esso da convesso dorsalmente diviene dorsalmente concavo, mentre la convessità (ventrale) viene ad adattarsi alla parete posteriore dell'uovo (Fig. 31-32). In questo mutar di curvatura avviene che la massa polare che stava al polo anteriore, addossata alla porzione convessa (Fig. 14-19 *mp*) migra, trascinata dall'embrione, al polo posteriore, nella concavità della nuova curva assunta dall'embrione medesimo. La regione codale dell'abbozzo embrionale conserva la curvatura iniziale durante questa migrazione, per svolgersi e distendersi solo quando il capo avrà raggiunto la posizione sua definitiva, al polo anteriore.

Queste migrazioni, un pò difficili a descriversi, risultano chiare dalla seguente serie di figure, che dimostrano le successive posizioni occupate dalle diverse parti dell'embrione e della massa polare durante la blastocinesi.

Nelle prime due figure (A e B) è schematicamente rappresentato il passaggio dell'embrione dalla fase di striscia embrionale,



Fasi principali della blastocinesi d'*Icerya purchasi*, schematicamente rappresentate: *A*, Fase di striscia embrionale ripiegata ad **S**; *B*, abbozzo embrionale appena formato: *C*. abbozzo a addome ripiegato; *D*, anatrepsi o spostamento dell'embrione verso la parte dorsale dell'uovo; *E*, inizio della catatrepsi o migrazione dell'embrione lungo la faccia ventrale dell'uovo; *F*, compimento di questo processo, e raggiungimento della posizione definitiva dell'embrione: *am* = amnios *ect* = ectoderma; *emb* = embrione, *mp* = massa polare; *se* = serosa.

colla caratteristica curvatura ad **S**, a quella di vero abbozzo embrionale. Il periodo della blastocinesi propriamente detta si inizia con le Figure C e D, perchè nella prima si nota una diversa orientazione dell'estremo codale. mentre nella seconda si è compiuto il processo della anatrepsi del Wheeler, o spostamento dell'embrione dalla faccia ventrale verso la dorsale dell' uovo. Il periodo di diapausa, che segue a quello della anatrepsi io arguisco non debba ritenersi in questa specie come molto lungo, poichè l'embrione non si presenta molto modificato all' inizio della catatrepsi (E) o ritorno dell' embrione alla posizione dorsale (F); tale posizione in questo

caso non è la primitiva, poichè l'embrione si trova orientato del tutto diversamente dal modo come era all'inizio della blastocinesi (cfr. Fig. B e F).

Il movimento di catatrepsi deve essere in *Icerya* abbastanza rapido, poichè gli stadii di migrazione dell'embrione lungo la linea ventrale sono estremamente rari fra le uova deposte che si rinvengono nei nidamenti cerosi attaccati alle femmine adulte d' *Icerya*, mentre abbondano quelli in cui la migrazione è compiuta, e quelli in cui l'embrione, appena abbozzato, non ha per anco iniziato il processo della blastocinesi (stadii B ed F della figura nel testo).

Per quel che riguarda il destino degli involucri embrionali durante la blastocinesi, è chiaro che la ultima fase del movimento dell'embrione entro l'uovo ha per conseguenza l'abbandono dell'amnios e la fuoriuscita dell'embrione dalla cavità amniotica. In *Icerya* si ha una forma intermedia fra quanto avviene da una parte negli afidi, in cui, secondo quanto è noto dagli studii di Balbiani, di Will, e di Witlaczil una porzione di blastoderma non invaginata della piastra ventrale concorre alla formazione della testa dell'embrione, e dall'altra parte giusta gli studii del Brandt nei libellulidi in cui il capo ha origine tutto dalla parte invaginata del blastoderma (striscia embroniale) e per conseguenza la chiusura dell' amnios avviene innanzi all'estremo cefalico dell'embrione.

In *Icerya*, come credo possibile avvenga anche negli altri coccidi, restano tracce, durante tutto lo sviluppo, di una zona ispessita che si protrae oltre il capo e che corrisponde alla porzione non invaginata della piastra ventrale; questa zona, a quanto ho potuto osservare anche in istadii molto avanzati, prende parte assai limitata alla formazione del capo dell'embrione, rimanendone traccia solamente nell'ectoderma cefalico, nella porzione occipitale dell'ipoderma (Fig. 4-6 *pv* e 31 - 33 *pv'*).

La chiusura dell' amnios in tal caso ha luogo a livello del capo, ed in corrispondenza della porzione frontale di questo, proprio dove la zona sopradescritta si continua con la porzione invaginata del capo. In quel medesimo punto, nelle ultime fasi della blastocinesi, si aprono le membrane (amnios e serosa) e l'embrione, rotando intorno al polo posteriore, si libera dalle membrane medesime, venendo con la sua parte centrale a diretto contatto col chorion (Fig. 31, 32 e D, E, F nel testo).

È evidente che, quale effetto di questo modo di fuoriuscita dell'embrione dalle membrane involgenti, si ha che l'amnios e la

serosa rimangono nella parte dorsale dell' uovo, nella quale si trovano l'uno in continuazione con l'altra (Fig. F, *am se*). Secondo gli studii sulla blastocinesi degli insetti entoptichici dovuti a Brandt e Melnikoff l'amnios sarebbe destinato a costituire la parete dorsale dell'embrione. Per quel che ho potuto vedere nei miei preparati, mi pare di essere autorizzato concludere a tal proposito che, almeno in *Icerya*, la persistenza del residuo delle membrane involgenti come pareti dorsali dell' embrione è del tutto precaria, e limitata solo ad un breve periodo che segue immediatamente alla blastocinesi; mentre, dopo che l' embrione ha raggiunto la sua posizione definitiva, notasi, col progredire di tutte le parti, una proliferazione dello strato ectodermico in senso laterale fino a ricongiungersi sul dorso, costituendosi così *ex novo* la parete dorsale della larva.

VI. Formazione del tubo digerente ed origine dell'intestino medio

Nel paragrafo quarto ho accennato alla origine dello stomodeo e del proctodeo, di cui si rinviene l'inizio appena è compiuto l'abbozzo embrionale, sì che si può dire che la formazione di queste due invaginazioni ectodermiche sia contemporanea al delinearsi del primo accenno delle appendici. Notai ancora come nella formazione del mesoderma, col moltiplicarsi delle cellule che lo costituiscono, anche durante l'iniziarsi delle appendici, si ha la formazione di cumuli mesodermici in maniera analoga a quanto avviene nella embriologia dei lepidotteri e di altri insetti.

Notai ancora che due di questi cumuli si notano nella parte anteriore e posteriore dell'embrione, proprio in corrispondenza delle invaginazioni procto- e stomodeale, dei quali più vistoso è il cumulo visibile all' estremo posteriore, meno quello posto dietro i lobi cefalici.

Lo studio di serie longitudinali e trasversali di tagli di embrioni allo stadio che segue immediatamente la formazione delle appendici permette di scorgere come, nella maniera consueta per tutti gli insetti, il mesoderma in quello stadio diventa nettamente diviso in due fasce laterali (Fig 21 *mes*), le quali in seguito divengono serialmente vacuolarizzate, per l'inizio delle cavità del lacunoma. Però mentre in tutta la distesa del corpo le cose avvengono in modo analogo, per le parti estreme, di cui è detto sopra,

avviene che, pur dividendosi il mesoderma in senso laterale, non tutte le cellule vanno ad occupare la novella posizione, ma alcune restano a formare dei piccoli cumuli, l'uno più vistoso, in corrispondenza del fondo della invaginazione proctodeale (Fig. 22 *end*), e l'altro meno vistoso in corrispondenza di quella stomodeale (Fig. 23 *end*). A questi due cumuli può darsi il valore di endoderma, dato che la loro presenza, come sarà detto in seguito, non è estranea alla formazione di una piccola porzione di intestino, che morfologicamente può interpretarsi come intestino medio.

Queste cellule che restano lungo la linea mediana, non presentano prima dello sdoppiamento della banda mesodermica alcun carattere strutturale nè di posizione che permetta di identificarle e distinguerle dalle cellule mesodermiche, quantunque sia verosimile che il loro differenziamento sia virtualmente avvenuto fin dal primo apparire del mesoderma sulla striscia germinativa. Di esse non ho creduto quindi di poter parlare prima del momento in cui acquistano una vera individualità morfologica.

Lo sforzo di moderni embriologi per determinare in altri insetti entoptichici l'inizio di formazioni a queste corrispondenti fin dal determinarsi della piastra ventrale nel blastoderma o dall'inizio della invaginazione, allo scopo di utilizzare poi tutte le parti per la ricostituzione del tipo gastrulare che si rinviene nel maggior numero dei metazoi, ha molto di voluto e di artificiale, come tutto ciò che si osserva col proposito di riconoscere dei fatti prestabiliti, e non col proposito della libera e spregiudicata osservazione di essi. Nel caso d'*Icerya* in cui non esistono differenze morfologiche fra le cellule mesodermiche, prima che si siano distaccate le due fasce laterali, è opportuno parlare della formazione di un endoderma solo quando esso assume, una importanza di formazione embrionale concreta ed indiscutibile, e cioè solo dal momento in cui le fasce mesodermiche si allontanano in senso laterale, lasciando isolati gli abbozzi endodermici, in prossimità dei punti ove si sono prodotte le due invaginazioni stomo- e proctodeale.

Nelle serie di tagli di numerosi embrioni in diversi stadii della formazione dell'intestino, dalle due invaginazioni di cui sopra, ho potuto seguire il destino di questi due ammassi endodermici i quali, nel prolungarsi delle invaginazioni medesime si trovano ai due estremi di esse. Lo stomodeo raggiunge presto un notevole sviluppo in lunghezza: dapprima è di forma quasi cilindrica, ma poi si prolunga ed assottiglia notevolmente, a misura che si appro-

fonda nella massa vitellina, salvo nella sua estremità, che si mostra notevolmente ingrossato. Durante il periodo della blastocinesi però lo stomodeo ha ancora la forma cilindrica, e non giunge oltre il livello degli abbozzi delle parti boccali. Appena l' embrione si è rovesciato, lo stomodeo si prolunga di molto, diminuendo il suo diametro ed appare, nell'embrione prossimo a schiudere, come un fiasco a collo lunghissimo (Fig. 33 e 39 *std*) e ricurvo in alto per ripiegarsi verso la bocca (*b*).

Il proctodeo si prolunga un po' meno, ma conserva la sua forma di un grosso e massiccio tubo, tutto di egual calibro, il quale da prima assai breve, resta tale durante tutto il periodo di formazione dell'abbozzo embrionale (Fig. 14, 16 28 *ptd*) e durante la successiva blastocinesi. Dopo che si è compiuto questo processo, il proctodeo si prolunga notevolmente verso l'interno dell'embrione, conservandosi massiccio, fino a raggiungere quasi l'estremo dello stomodeo (Fig. 33, 40 *ptd*). Il gruppo di cellule endodermiche agli estremi delle due invaginazioni resta sempre ben distinto dal mesoderma e perciò è visibilissimo (Fig. 40 *im*).

In embrioni prossimi a schiudere i due fondi ciechi delle invaginazioni intestinali si vedono oramai venuti a contatto, e si può anche seguire, in sezioni di embrioni gradualmente più avanzati, il successivo stabilirsi delle comunicazioni fra il lume dei due fondi ciechi venuti a contatto. Tale processo si osserva meno chiaramente in molti casi, per il fatto che il fondo cieco proctodeale si complica alquanto prima di unirsi a quello stomodeale, per l'iniziarsi dell'abbozzo dei tubi malpighiani, i quali appaiono poco indietro a detto fondo cieco, come piccole estroflessioni della parete del proctodeo (Fig. 41 *tm*). Ma osservando i tagli che passano fra questi abbozzi, in cui cioè essi non vengono sezionati, si scorge come i due ammassi endodermici vengono a contatto, formando da prima un ammasso unico, indi fra le cellule di questo corpo si fanno strada i due fondi ciechi, e si scava una cavità, la quale viene a mettere in comunicazione il lume dei due fondi ciechi suddetti (Fig. 39 *im*). Per tal modo la comunicazione fra stomodeo e proctodeo viene a stabilirsi con l'intercalarsi di un brevissimo tratto intestinale, la cui parete costituisce una sorta di anello di congiunzione fra le due parti ectodermiche dell'intestino. A questo minuscolo tratto intestinale può darsi il valore di intestino medio.

In complesso quindi la formazione dell'intestino medio in *Icerya* avviene in maniera molto somigliante a quella dello stesso tratto intestinale degli afidi, giusta le recenti osservazioni del Hirschler (1912), salvo che in questi lo slargamento stomodeale non si rinviene all'estremo dello stomodeo, come in *Icerya*, ma alquanto più innanzi, e i rapporti fra i due tratti ectodermici si stabiliscono fra due fondi ciechi ugualmente assottigliati. Tuttavia si ripetono in *Icerya* i due fatti essenziali dalla formazione di quest' organo negli afidi, e cioè: *a*) la nessuna partecipazione delle cellule viteline alla formazione del mesenteron e *b*) che questo rappresenta un piccolissimo tratto del tubo digerente, formatosi totalmente a spese dell'endoderma secondario.

Questa maniera di produzione del mesenteron è forse da generalizzarsi a tutti, o per lo meno alla maggior parte degli emitteri omotteri, e credo sia in ogni modo da attribuirsi a tutti i còccidi. Io ebbi a riscontrarla sebbene non me ne sia occupato di proposito, anche nella embriologia di *Pseudococcus*, di cui alcuni dati esposi nel mio studio sull' organo simbiotico del *P. citri* (1913, **1**).

VII. Evoluzione degli organi sessuali

Ho già esposto nel secondo paragrafo quale sia l' origine degli abbozzi degli organi sessuali, e come nelle prime fasi della evoluzione della striscia germinativa questi seguano le sorti della massa polare, presentandosi in forma di due gruppetti di cellule posti ai lati di essa. Durante la formazione dell'abbozzo embrionale, fino alla formazione dell'embrione ed all'inizio della blastocinesi i due abbozzi genitali rimangono sempre ai lati della massa polare sotto forma di due gruppi di cellule, il cui numero, in questo periodo dello sviluppo, si aumenta di poco. In tali condizioni appaiono nelle Figg. 16-19, 24, 25 (*cg*). Nella sezione rappresentata dalla Fig. 30 (*cg*) l'abbozzo genitale pari non fiancheggia più la massa polare, ma si è alquanto spostato in avanti rispetto a quella, e propriamente verso l'estremo cefalico dell'embrione e quindi (non avendo questo compiuta ancora la blastocinesi) in direzione del polo posteriore dell' uovo considerato nella sua posizione morfologica.

Tale spostamento si accentua col processo della blastocinesi, in seguito al quale tanto la massa polare, che gli abbozzi genitali vengono a trovarsi nella concavità della porzione addomi-

nale, rimanendo nella posizione originaria rispetto all' embrione, e cioè i due abbozzi genitali poco innanzi alla massa polare; salvo che mentre i primi tendono a spostarsi verso il dorso, la seconda assume una posizione prevalentemente ventrale, entro le cavità del lacunoma (v. Figg. 31, 32 *mp*, *cg*). Essendo le masse genitali in numero di due fin quasi dalla loro origine, la formazione del proctodeo non influisce in alcun modo sulla loro posizione e costituzione, salvo negli ultimi stadii embrionali, in cui ad un tempo col formarsi dello intestino medio definitivo e collo stabilirsi dei rapporti di continuità tra lo stomo- ed il proctodeo, si può seguire la formazione dei due ovarii propriamente detti dagli abbozzi genitali, che si trovano proprio verso la regione dorsale, a livello dell'intestino medio, ed all'originarsi delle altre parti del sistema genitale.

A differenza di quanto fu affermato da varii autori riguardo alla costituzione dell'abbozzo genitale in altri insetti [Metschnikoff (1865) e Kahle (1908) pei cecidomidi e Balbiani (1865) in *Chironomus*], negli abbozzi genitali d'*Icerya* non si rinviene mai una membrana, fatta di cellule, che li involge; questo carattere anzi vale a distinguere a prima vista nei preparati di sezioni questi ammassi dagli organi simbiotici, i quali, come risulta dalle presenti ricerche, hanno una vita embrionale molto simile a quella degli abbozzi genitali; gli organi simbiotici (massa polare embrionale) sono sempre rivestiti da un epitelio appiattito, che involge le masse, semplici o molteplici, di cellule a corpuscoli. Ugualmente negli organi genitali embrionali. Così non si rinviene mai neanche un abbozzo di filamento terminale; questa formazione del resto, come si è visto in altra parte del presente lavoro, non esiste neppure nell'ovario adulto d'*Icerya* (v. parte I. pag. 326).

Negli embrioni avanzati, allo stadio di formazione e completamento del tubo digerente, si può ancora seguire la formazione delle altre due parti dell'organo genitale femminile, e cioè dell'ovidutto e ramificazioni ovariche di origine mesodermica, e dei condotti in diretta comunicazione con l'esterno (vescicola seminale e vagina) di origine ectodermica.

In questi embrioni verso la parte posteriore e ventrale notasi un ammasso di cellule impari e mediano, che prendendo inizio dall'ectoderma, si prolunga internamente, dietro l'estremità posteriore dell' abbozzo della catena ventrale (Fig. 38 *cg*). Questa invaginazione ectodermica corrisponde esattamente all'inizio della

porzione ectodermica dei condotti sessuali. L'estremo ingrossato distale di questa formazione costituirà la spermateca, la parte prossimale formerà la vagina e più esternamente le altre parti annesse all'orifizio genitale.

Tutto ciò corrisponde a quanto avviene in altri insetti. Dal punto di vista morfologico è interessante di seguire l'origine e lo sviluppo delle altre parti di origine mesodermica, e specialmente il modo come si stabiliscono i rapporti fra esse e le cellule germinali.

La formazione dei cordoni genitali da cellule del mesoderma avviene alla stessa maniera come fu osservata e descritta da altri autori e specialmente dall'Heymons (1891) e dal Kahle (1908) in *Cecidomyia*, salvo che in *Icerya* la formazione di questi cordoni mesodermici è in dipendente dallo stabilirsi dei rapporti fra lo strato mesodermale e le cellule sessuali; rapporti che si stabiliscono invece solo dopo la formazione dei cordoni sessuali medesimi.

Negli embrioni più avanzati, infatti, ad un tempo con la formazione dell'abbozzo ectodermico, si originano in posizione laterale e longitudinale, da cellule distaccatesi dal mesoderma, i due cordoni, che decorrono ai lati dell'intestino, fra l' abbozzo ovarico e quello ectodermico (Fig. 38 *cog*). In questo momento l'abbozzo ovarico pari si è allontanato, come si è visto, per spostarsi verso il dorso dalla massa polare, che tende ad occupare una posizione ventrale (Fig. 32 *cg mp*). In ciascun cordone genitale si distingue un estremo posteriore, che prenderà rapporti di continuità con l'abbozzo impari ectodermico dei condotti sessuali, ad un estremo anteriore destinato a stabilire rapporti di continuità con l'abbozzo ovarico pari. Per tal modo i due cordoni genitali vengono a divergere alquanto, ed a costituire le due corna o dei due rami dell'ovario adulto, di cui ho dato la descrizione nella prima parte del presente studio (Fig. 38 *cog*).

Ciascuno dei due cordoni genitali si presenta costituito da cellule provviste di nuclei allungati nel senso longitudinale; essi non appena formatisi distaccandosi dal mesoderma, tendono ad allungarsi sempre più. L' estremo dei cordoni volto verso l'abbozzo genitale oltre che allungarsi tende anche ad ingrossarsi. e appena è venuto a contatto con esso, le sue cellule proliferano anche in senso laterale, lungo la superficie dell'abbozzo genitale medesimo, che ha forma perfettamente sferica, ed è, come si è detto innanzi, sprovvisto di rivestimento epiteliale (Fig. 38 *cg*). Queste fasi di

sviluppo della porzione essenziale dell'organo genitale femminile sono illustrate nelle Figure 38 e 64, nella ultima delle quali si distinguono chiaramente i nuclei allungati, da cui è costituito il cordone e le celluleinvolgenti della sfera genitale (*cog*, *cog'*), dai nuclei della sfera medesima, che sono perfettamente rotondi e spesso in fasi di mitosi (*cg*, *cg'*). Le cellule involgenti costituiscono l'inizio di un vero involucro epiteliale, e, quindi, sono le cellule follicolari iniziali dell' ovario adulto; cioè destinate a costituire i follicoli dei tubi ovarici degli adulti, la cui origine è essenzialmente mesodermica. Le cellule della massa sferica sono le cellule genitali propriamente dette, dalle quali avranno origine i gruppi goniali (oociti e nutrici). Dalle cellule mesodermiche dei due cordoni, discenderanno i due rami o corna dell'ovario (ovidutti).

Per queste osservazioni risulta quindi confermato quanto ebbi occasione di mettere in rilievo nella prima parte del presente studio (pag. 330), che cioè le cellule follicolari, le quali, come affermò l'Heymons, si differenziano assai per tempo dalle ovariche, hanno anche origine del tutto differente, mentre le ovariche compaiono nell'embrione come tali assai più presto che ciò non avvenga delle cellule epiteliali del follicolo. Io credo che l' involucro epiteliale dell'abbozzo ovarico, di cui è parola innanzi, debba avere origine anche negli altri insetti, nei qaali è stato osservato, da proliferazione delle cellule dei cordoni genitali, e che quindi l' involucro stesso nella embriologia di tutti gli insetti debba interpetrarsi come l'inizio dell'epitelio follicolare.

In che maniera dal semplice ammasso genitale sferico si passi nello sviluppo alla forma di ovario ramificato, si osserva negli embrioni più sviluppati e nelle prime larve, in cui ciascun abbozzo genitale apparisce provveduto alla sua superficie di numerosi mammelloni, fatti da cellule genitali e follicolari. Col successivo prolificare delle cellule avviene che le epiteliali rivestono in parte le genitali, ed in parte restano fra esse, costituendo così le masse genitali larvali miste delle due sorta di cellule, che furono da me descritte (Parte I pag. 331) e che si trovano costantemente negli ovarii delle larve da uno a due mm. di lunghezza.

VIII. Evoluzione della massa polare in organo simbiotico

Delle vicende della massa polare, dalla sua formazione alle sue migrazioni durante la genesi della striscia germinativa, dell'abbozzo embrionale e durante la blastocinesi, fu già accennato nei precedenti capitoli; d'altra parte basta l'esame della maggior parte delle figure delle tavole (*mp*) per poterne seguire le vicende. Anche il suo modo di presentarsi in embrioni abbastanza avanzati nello sviluppo e la posizione che prende rispetto agli abbozzi genitali risultano da quanto è detto intorno a questi abbozzi nel precedente capitolo.

Nella costituzione della larva, però, la massa polare acquista una maggiore importanza per le grandi dimensioni e per la speciale disposizione che assume in *Icerya*, e merita quindi di essere attentamente seguita nelle sue ulteriori vicende.

Durante le fasi suaccennate, la massa polare, nella sua più complessa costituzione, è divenuta un organo fatto da un numero non troppo rilevante di grosse cellule, con nuclei grossi (Fig. 25 *mp*) e rimpinzate, nella loro porzione protoplasmatica, di un gran numero di corpuscoli (blastomiceti del genere *Coccidomyces pierantonii* Buchner) ed involta, all'esterno, da un rivestimento epiteliale (*epm*) della cui origine ho detto nel paragrafo terzo.

La massa polare resta in tali condizioni anche durante il rovesciamento dell'embrione ed il primo costituirsi della larva: nella sua compagine non si nota altra trasformazione se non il graduale aumentarsi del numero delle cellule che la costituiscono, e dei corpuscoli in esso contenuti.

Durante gli ultimi periodi della vita embrionale quando l'embrione sta per trasformarsi in larva, contemporaneamente quindi al costituirsi dell'apparecchio sessuale ed allo stabilirsi delle comunicazioni di questo con l'esterno (v. paragr. precedente), la massa polare, che ha occupato, come s'è visto, una posizione decisamente ventrale (in corrispondenza degli articoli medii dell'addome), tende ad estendersi in senso trasversale, ed a prolungarsi lateralmente (v. taglio trasversale riprodotto nella Fig. 35 *mp*). È questo il primo accenno alla divisione in due masse, che si inizia col propagarsi dell'involucro epiteliale verso i due lati e con lo strozzarsi della massa medesima secondo il piano di simmetria. Nelle sezioni tra-

sversi disegnati nelle Figure 36 e 37 sono visibili la fase iniziale e la finale di questa divisione che porta l' organo dalla condizione di organo impari, a quella di organo pari, e diviso in senso trasversale in due o più masse.

È qui opportuno di ricordare come l'organo simbiotico in altri coccidi (*Pseudococcus*), come ho avuto occasione di esporre in altro avoro (1913, **1**), permanga come organo impari (corpo ovale), la quale condizione dal presente studio embriologico risulta da considerarsi come primitiva.

Le vicende embrionali dell'organo simbiotico non si arrestano in *Icerya* alla costituzione di un organo pari, ma esso diviene (come è descritto e figurato nella I. Parte del presente studio) anche metamerico, per una serie di divisioni che esso subisce in senso trasversale. Tale divisione coincide, nella formazione degli organi della larva, con la costituzione della muscolatura trasversale, e le divisioni fra un ammasso e l' altro sono attraversate da muscoli, che sembrano come tagliare ciascuna massa laterale iniziale, determinando la definitiva costituzione metamerica (Fig. 1 e Fig. 42 *mut*).

In tutto questo periodo di metamerizzazione delle masse simbiotiche, nella loro costituzione intervengono poche differenziazioni. Il rivestimento epiteliale accompagna le strozzature di divisione; esso è oramai ridotto ad uno strato di cellule estremamente appiattite (Fig. 42 *epm*). Questa divisione in più masse importa anche un notevolissimo aumento nel volume complessivo dell'organo, e l'accrescimento di esso in questo periodo risulta infatti da due condizioni riscontrabili nei tagli: la frequenza cioè degli stadii di mitosi nei nuclei delle cellule costituenti l' organo, e l' attivissima moltiplicazione dei corpuscoli contenuti nel plasma di esse; moltiplicazione che si rivela nella forma molto allungata che i corpuscoli medesimi acquistano nelle masse, divenendo dei lunghi cilindretti, verminformi (Fig. 42 *cor*); ciò che fa pensare ad una maniera tutta particolare di gemmazione che si risolve in una divisione multipla e seriale, che è senza dubbio particolare dei corpuscoli *in situ*, in un importante momento della costituzione e propagazione dell'organo ricettatore di essi. Ed una riprova di tale veduta sta nel fatto che una simile maniera di moltiplicazione non ebbi mai a riscontrarla nelle culture di questi blastomiceti ottenute in gelatina zuccherata, le cui figure normali di gemmazione descrissi ed illustrai nella prima parte del presente studio (1912

Per tal modo, col dividersi delle masse dell'organo, e col moltiplicarsi dei corpuscoli, si perviene alla forma di organo simbiotico multiplo, quale fu da me descritto ed illustrato nella Parte I. del presente studio. Nel medesimo tempo incomincia, nelle larve appena schiuse, la formazione di ben distinti tubi ovarici, i quali in seguito, quando si appressano alla maturazione, verranno assaliti e compenetrati, nella loro porzione peduncolare, dai corpuscoli fattisi liberi dall'organo simbiotico, i quali andranno a formare la massa polare nel polo posteriore, assicurando il ciclo ereditario nella futura generazione (v. 1ª memoria).

IX. Riassunto e Conclusioni

I principali risultati del presente studio possono così riassumersi:

1. - Il blastoderma in *Icerya* si forma per una attiva riproduzione in senso tangenziale dei blastomeri periferici, senza un' evidente migraziene di quelli centrali verso la periferia. Questi blastomeri periferici non formano mai un sincizio, ma un vero epitelio, diviso dalla massa vitellina mediante una membrana blastemica assai sottile.

2. - Durante la formazione del blastoderma si costituiscono anche le cellule proprie dell'organo simbiotico, e le cellule iniziali genitali: le prime hanno origine da blastomeri interni che vanno ad involgere la massa polare, e che hanno valore e costituzione simile alle cellule vitelline; le altre hanno origine da cellule portatesi alla periferia e quindi simili per valore morfologico e struttura alle cellule blastodermiche.

La esistenza di un blastoporo obliterato da queste cellule iniziali genitali e dalla massa polare non ha, almeno nel caso d'*Icerya*, alcuna riprova in fatti concreti, e quindi nessun valore teorico.

3. - La striscia embrionale si produce per un processo che è di invaginazione ad un tempo, e di proliferazione interna delle cellule mediane della piastra ventrale, in corrispondenza delle cellule germinali e della massa polare. Questa, trasportata dall' estremo della striscia embrionale, si approfonda nel vitello, e raggiunge il polo posteriore dell' uovo, restando addossata all' ectoderma, poco innanzi all'estremità della striscia embrionale.

4. - Lo strato mesodermico si origina da prima con la comparsa di rade cellule addossate allo strato ectodermico, indi queste cellule

si fanno assai numerose, e vanno ad involgere la massa polare, formandovi intorno uno strato. Questo strato di cellule mesodermiche, che diventano sempre più appiattite, costituisce in breve un epitelio involgente la massa polare, il quale nell'adulto si rinviene come epitelio involgente dell'organo simbiotico.

5. - Il mesoderma sviluppandosi sempre più, costituisce cumuli in corrispondenza dei punti ove l'ectoderma si ripiega per dar luogo alla formazione delle appendici. Di questi cumuli due, l'uno presso l'infossatura stomodeale, e l'altro presso l'infossatura proctodeale, permangono, mentre gli altri scompaiono per il ripartirsi delle cellule mesodermiche lungo l'intero strato ectodermico. Dei due cumuli stomo- e proctodeale una parte, ed in diversa misura, concorre alla formazione dell'intestino medio, acquistando perciò valore di endoderma secondario.

6. - La blastocinesi in *Icerya* si compie in modo analogo a quella di *Pseudococus citri*, e di molti insetti entoptichici. Per effetto della blastocinesi l' embrione fuoriesce dalla cavità amniotica strisciando lungo la superficie ventrale dell' uovo, e la massa polare e gli abbozzi genitali rimangono inclusi entro l'embrione. Una porzione dell' amnios, corrispondente alla parte non invaginata della piastra ventrale, concorre a formare una porzione dell' ectoderma cefalico.

L' amnios e la serosa residuali della parte dorsale dell' uovo concorrono a formare la parete dorsale del corpo solo per un breve tempo, ma poi sono sostituiti dal proliferare dell'ectoderma dei lati del corpo, che va a chiudersi dorsalmente.

7. - L'intestino medio si sviluppa esclusivamente a spese dei due ammassi che fin dall'inizio della formazione dell'embrione si originano dal mesoderma presso lo stomo- ed il proctodeo. Esso forma un brevissimo tratto, costituente come un anello di congiunzione delle due porzioni ectodermiche. Le cellule vitelline non prendono alcuna parte alla formazione di questo tratto intestinale.

8. - I due abbozzi genitali, che fiancheggiano la massa polare fin dai primi momenti dello sviluppo embrionale in seguito alla blastocinesi tendono ad acquistare una posizione dorso-laterale, allontanandosi dalla massa medesima, che conserva una posizione decisamente ventrale. Questi abbozzi entrano poi, durante la formazione dell'intestino medio, in rapporto con la estremità distale dei cordoni genitali formatisi a spese della fascia mesodermica. Le cellule di questi cordoni genitali involgono le due masse, dando luogo

alle cellule follicolari dell'ovario (le genitali propriamente dette ooociti e nutrici, hanno origine dalle cellule degli abbozzi genitali). I cordoni genitali prendono relazione a mezzo delle loro estremità prossimali con l'invaginazione ectodermica che forma l' abbozzo della vagina e della vescicola seminale, e costituiscono gli ovidutti.

9. — La massa polare nelle sue ultime fasi di evoluzione in organo ricettatore dei blastomiceti (organo simbiotico), conservando la posizione ventrale nel lacunoma, in embrioni presso a schiudersi da organo impari diviene pari, subendo una divisione in due masse laterali, le quali in seguito, nella costituzione della prima larva, si dividono ancora in un certo numero di masse, separate serialmente dai muscoli trasversali dell'addome, che proprio in quel periodo dello sviluppo si costituiscono. Per tal modo l' organo simbiotico diviene anche metamerico nell'adulto. La condizione di organo impari ed unico che si riscontra in altri coccidi (corpo ovale di *Pseudococcus*) è quindi da ritenersi come primitiva.

Durante la divisione della massa polare si nota un'attiva moltiplicazione dei corpuscoli, che si rivela nelle forme allungatissime che essi talora assumono. La posizione dell' organo simbiotico adulto, in diretto contatto con le branche dell'ovario e coi tubi di questo, assicura il diretto passaggio dei corpuscoli nelle uova, e quindi la ricostituzione in esse della massa polare, assicurandosi così il ciclo ereditario della simbiosi del *Coccidomyces pierantonii* con *Icerya purchasi.*

Napoli, Istituto Zoologico della R. Università, Agosto 1913.

Bibliografia citata.

1869-1872. Balbiani, E. G. — Memoire sur la génération des Aphides: *Ann. Sc. Nat.* (5) *Tomo 11, p. 17, Tomo 15, p. 21.*

1886. — — Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes: *Rec. Zool. Suisse, Tomo 2, p. 527-588.*

1869. Brandt, A. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren: *Mem. Acad. Sc. St-Petersbourg* (7) *Tomo 13 p. 33.*

1910. Buchner, P. — Ueber intracellulare Symbionten bei zuckersaugenden Insekten und ihre Vererbung: *Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München, p. 1.*

1911. — — Studien an intracellularen Symbionten. I. Die intracellulare Symbionten der Hemipteren: *Arch. Protistenk. 26 Bd. p. 1. Taf. 1-12.*

1888. — — Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden: *Z. Jahrb.* (*Anat. Abth.*) *3. Bd. p. 201, Taf. 6-10.*

1906. Friederichs, K. — Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern: *Nova Acta. Leop. Carol. Akad. Naturf. 85. Bd. p. 263, Taf. 25-31.*

1912. Hirschler, J. — Embryologische Untersuchungen an Aphiden nebst theoretischen Erwägungen über den morphologischen Wert der Dotterelemente in allgemeinen: *Zeit. Wiss. Z. 100 Bd. p. 393. Taf. 22-23.*

1891. Heymons, R. — Die Entwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia (Blatta) germanica: Zeit. Wiss. Z. 53 Bd. p. 434, Taf. 18-20*

1908. Kahle, W. — Die Paedogenesis der Cecidomyiden: *Zoologica 21. Bd. 55. Heft, 80 pp. 6 Taf.*

1898. Lecaillon, A. — Recherches sur l'oeuf et sur le développement de quelques Chrysomélides: *Arch. Anat. Mikr. Tome 2 p. 89. 116, 117.*

1869. Melnikoff, N. — Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insekten: *Arch. Naturgesch. 35 Bd. p. 136-189. Taf. 9-7.*

1866. Metschnichoff, E.—Ueber die Entwicklung der Cecidomyidenlarve aus dem Pseudovum. *Giessen.*

1866. — — Embryologische Studien an Insekten: *Zeit. Wiss. Z. 16 Bd. p. 468.*

1910. Pierantoni, U. **1.**—Origine e struttura del corpo ovale del *Dactylopius citri* e del corpo verde dell'*Aphis brassicae* (2. nota sulla simbiosi ereditaria): *Boll. Soc. Natur. Napoli, Vol. 24, p. 1.*

1910. — — **2.** Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri: *Z. Anz. 35 Bd. p. 96.*

1911. Pierantoni, U.—Sul corpo ovale del *Dactylopius citri*: *Boll. Soc. Natur. Napoli, Vol. 24, p. 303.*

1912. — — Studii sullo sviluppo d'*Icerya purchasi* MASK. Parte I: Origine ed evoluzione degli elementi sessuali femminili: *Arch. Z. Ital. Vol. 5, p. 321, Tav. 14-20.*

1913. — — 1. Struttura ed evoluzione dell'organo simbiotico di *Pseudococcus citri* RISSO e ciclo biologico del *Coccidomyces dactylopii* BUCHNER: *Arch. Protistenk. 21 Bd. p. 300, Taf. 20-22.*

1913. — — 2. Studii sullo sviluppo d'*Icerya purchasi* MASK. — Parte II. Origine ed evoluzione degli organi sessuali maschili. Ermafroditismo: *Arch. Zool. Ital. Vol. 7. p. 27, Tav. 1-2.*

1867. Targioni-Tozzetti, A. — Studii sulle Cocciniglie: *Mem. Soc. Ital. Sc. Nat. Tomo 3, No. 3.*

1883. Will, L. — Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden: *Arb. Z. Inst. Würzburg, 6 Bd., p. 42 Taf. 16.*

1884. Witlaczil, E. — Entwicklungsgeschichte der Aphiden: *Zeit. Wiss. Z. 40. Bd. p. 559, Taf. 28-34.*

Spiegazione delle Tavole 17-19

Lettere comuni alle figure:

am, amnios.
ant, antenna.
blp, blastomeri periferici.
e, cellule esterne della invaginazione del blastoderma (inizio dslla striscia germinativa).
cg, cellule germinali.
cg, le stesse in mitosi.
cg', cellule interne della invaginazione del blastoderma.
cm, cumuli mesodermici.
cog, cordoni genitali.
cos, cellule iniziali dell'organo simbiotico.
cor, corpuscoli (blastomiceti simbiotici).
cv, cellule vitelline.
etc, ectoderma.
epm, epitelio involgente della massa polare (e dell'organo simbiotico)).
im, intestino medio.
int, intestino.
lb, labbro.
lpc, lobo precefalico.
mb, membrana blastemica.
md, mandibola.
mes, mesoderma.
mes', strato mesodermico involgente la massa polare.
mes'' porzione del mesoderma formante cumulo (presso lo stormo- e il proclodeo) per costituire l'endoderma secondario.
mp, massa polare.
mut, muscoli trasversali.
mv, midollo ventrale (sistema nervoso ventrale).
mx', mascelle del 1.° paio.
mx'', mascelle del 2.° paio.
nv, nuclei delle cellule vitelline.
pad, piede addominale.
pt, piedi toracici.
ptd, proctodeo.
pv, piastra ventrale.
se, serosa.
std, stomodeo.
tm, tubi malpighiani.
vg, abbozzo della vagina.

Tavola 17.

Fig. 1. — Taglio di uovo in segmentazione, durante il periodo di formazione del blastoderma. × 145.
» 2. — Taglio id. passante per la massa polare, con blastoderma già formato. × 145.
» 3. — Uovo diafanizzato durante il processo di invaginazione della piastra ventrale per formare la striscia embrionale × 145.
» 4. — Sezione dello stesso. × 145.
» 5 e 6. — Due stadii della formazione della striscia embrionale per invaginazione della piastra ventrale, sezione sagittale. × 145.
» 7 e 8. — Sezione del polo posteriore di un uovo in segmentazione, per mostrare il processo di formazione della massa polare embrionale (abbozzo dell'organo simbiotico). × 600.
» 9. — Porzione della striscia germinativa allo stadio di formazione illustrato nella fig. 6, ma più ingrandita, per mostrare la massa polare e le cellule iniziali genitali. × 560.
» 10. — Polo posteriore di un uovo con invaginazione blastodermica in uno stadio poco anteriore a quello illustrato nella fig. 4, ma più ingrandito. × 220.
» 11-12. — Polo posteriore di un uovo durante la costituzione dell'abbozzo dell'organo simbiotico e delle iniziali germinali. × 220.
» 13. — Sezione del polo posteriore di un uovo con striscia embrionale, massa polare ed iniziali germinali. Stadio poco anteriore a quello disegnato nella fig. 9. × 560.

Tavola 18.

Fig. 14-16. — Tagli sagittali attraverso uova embrionate, durante la costituzione dell'embrione, in tre stadii consecutivi. × 145.
» 17-19. Uova diafanizzate con abbozzo embrionale costituito, in un periodo che precede immediatamente la blastocinesi. (Fig. 18 di profilo, Fig. 17 e 19 uova viste dal lato dorsale; il polo anteriore dell'uovo è sempre in alto). × 120.
» 20. — Taglio attraverso la striscia embrionale, a livello del proctodeo ed all'inizio della formazione di questo. × 600.
» 21. — Lo stesso alquanto più innanzi per mostrare l'inizio della formazione delle fasce mesodormiche. × 600.
» 22. — Lo stesso, in uno stadio più avanzato, con fasce mesodermiche già formate, e cumulo costituente l'endoderma secondario a livello dell'invaginazione proctodeale. × 600.
» 23. — Lo stesso, a livello dell'invaginazione stomodeale. × 600.
» 24. — Taglio attraverso la striscia germinativa, le iniziali germinali e la massa polare, durante la costituzione dell'involucro epiteliale di questa dalle cellule mesodermiche. × 600.
» 25. — Taglio attraverso il polo posteriore, passante per gli stessi organi, ma in uno stadio alquanto più avanzato che nella fig. precedente. × 600.

Fig. 26, 27, 28. — Tagli sagittali passanti per l' estremo della striscia germinativa, per mostrare tre successivi stadii della formazione del proctodeo, e del cumulo mesodermico ad esso corrispondente, che darà la porzione proctodeale dell'endoderma secondario. × 135.

Tavola 19.

» 29-30. Tagli sagittali di uova embrionate con abbozzo embrionale già costituito ed in un periodo che precede la blastocinesi. × 145

» 31. — Uovo embrionato durante il processo di blastocinesi. × 145

» 32. — Taglio sagittale dello stesso, in periodo un po' più avanzato che nella Fig. precedente × 145.

» 33. — Taglio sagittale di embrione che ha raggiunto la sua posizione definitiva, ed in cui lo stomodeo sta per prendere rapporti di continuità col proctodeo. × 145.

» 34. — Abbozzo del sistema genitale in un embrione prossimo a schiudersi in larva. × 812.

» 35-37. — Tagli trasversali di uova embrionate, passanti per la massa polare, in via di evolversi in organo simbiotico, e per gli abbozzi genitali. × 180.

» 38. — Taglio sagittale di un embrione, passante per gli organi genitali e per la massa polare × 200.

» 39-41. — Tre stadii della costituzione dell'intestino medio, col successivo stabilirsi di rapporti di continuità fra il fondo del proctodeo e quello dello stomodeo, e del lume dei due organi. × 600.

» 42. — L'organo simbiotico, evolventesi dalla massa polare in via di dividersi in più masse. Da sezione di una larva appena schiusa dall'uovo. × 750.

Indice

Ricevuto il 3 Ottobre 1913. Finito di stampare il 5 Marzo 1914.

Studii sui rapporti fra differenziazione e rigenerazione.

2. L'inibizione della rigenerazione del capo nelle Planarie mediante la cicatrizzazione [1]

Analisi del determinismo causale dell'accrescimento rigenerativo

di

Paolo Della Valle

con 5 figure nel testo

Introduzione

Se si lascia liberamente esposta all' ambiente esterno una superficie di sezione di una parte di un organismo capace di rigenerare, dopo un certo tempo la rigenerazione avviene, sia che si tratta di rigenerazione normale che di iperrigenerazione (cfr. P. Della Valle '13).

È ora della massima importanza determinare in che cosa realmente consista l' influenza della superficie di sezione e per quale meccanismo essa venga a produrre l' accrescimento rigenerativo. Tale ulteriore approfondimento dell'indagine iniziata col mio precedente lavoro, può essere compiuta cercando di analizzare il meccanismo di azione dei varii mezzi con i quali può essere impedita

[1]) La prima memoria di questa serie è pubblicata nel Vol. 25 del Boll. Soc. Nat. Napoli, 1913, cfr. Bibliografia.

la normale rigenerazione. Il fenomeno che studieremo nelle pagine seguenti, costituisce appunto un esempio tipico di questi casi nei quali viene permanentemente inibito il raggiungimento della forma normale, pure trattandosi del materiale più classico per le esperienze di rigenerazione.

L'inibizione della rigenerazione del capo

Normalmente, allorchè si produce in una *Planaria gonocephula* una superficie di sezione trasversale mediante l'amputazione del capo, osservando attentamente col binoculare le regioni circostanti, si riceve l' impressione come se l'area della ferita agisse violentemente attraendo le parti finitime in ogni direzione [1]), ciò che si manifesta come una riduzione notevolissima dell'area della ferita per un rapido spostamento in massa dei tessuti. [2]) Questo spostamento si esplica specialmente in direzione latero-mediana, in modo che dopo pochissimo tempo l'antica linea retta della sezione praticata è divenuta un arco di cerchio di breve estensione, la cui concavità è occupata appunto dalla parte donde si svilupperà il capo rigenerato.

Poichè fa l' impressione che l' attrazione della parte laterale trovi un limite solo per la distensione meccanica dei tessuti, per facilitare tale avvicinamento non si deve fare altro che imitare la tecnica delle operazioni di plastica chirurgica, praticando uno sbrigliamento tale per cui le due parti laterali possano più facilmente seguire questa loro spontanea tendenza di cicatrizzazione laterale.

Ciò si ottiene nel modo più semplice, raggiungendo anzi per condizioni coadiuvanti risultati assolutamente splendidi, con una profonda incisione longitudinale della regione caudale della planaria, alla quale è stato amputato il capo con un taglio trasversale (cfr. Fig. 1) [3]). Con questa profonda incisione longitudinale che

---

[1]) Cfr. p. 293. Per la parte istologica cfr. specialmente Lang **'12** p. 372-4.

[2]) Ciò si verifica meno per la superficie di sezione del segmento cefalico asportato rivolta caudalmente, specialmente se il taglio fu praticato poco caudalmente agli occhi. Ciò forse è in relazione con la maggiore rigidità dei tessuti che costituiscono il capo.

[3]) È opportuno insistere sul fatto che l'amputazione del capo, in questa esperienza, fu sempre praticata ad un livello corrispondente presso a poco all'unione dei 4/5 codali col 1/5 cefalico, cioè ad un livello al quale negli animali lasciati come testimoni la rigenerazione avviene sempre perfettamente

lascia solo un piccolo peduncolo di connessione trasversale all'estremità cefalica fra i due antimeri separati, le due metà laterali della planaria possono molto più facilmente seguire l'attrazione mediana traumatotropa di cui abbiamo prima parlato.

Ma questo risultato è favorito in modo eccezionale da un fenomeno fisiologico che si verifica nelle planarie così operate, mediante il quale i risultati raggiunti sono quasi sempre perfetti.

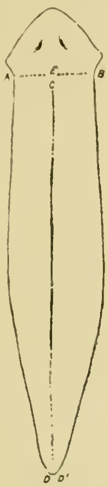


Fig. 1

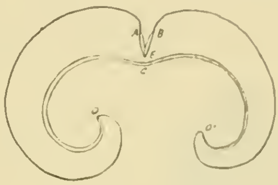


Fig. 2

Si tratta di questo. I due antimeri acefali, non mantenuti riuniti fra loro che dal piccolo ponte trasversale, assumono una perfetta indipendenza di movimenti; per qualche minuto si divincolano fra di loro violentemente intrecciandosi variamente, giungendo anche qualche volta a lacerare il peduncolo di connessione, specialmente se questo è troppo piccolo. Dopo un poco di tempo però questi movimenti si rallentano, i due antimeri si distendono in quiete, e, ciò che specialmente ci interessa, si dispongono quasi senza eccezione in una posizione di riposo tale che le due metà contrappongono esattamente le loro estremità cefaliche (cioè le due metà laterali della sezione trasversale) divaricando invece la antica

ed in poco tempo. Ciò ha specialmente importanza rispetto a quanto dice Child (**11**[1] **11**[4]), che ha studiato specialmente la rigenerazione in *Planaria dorotocephala*, nella quale segmenti subcaudali, specialmente se di brevi dimensioni longitudinali, danno origine a rigenerazioni ipotipiche o non rigenerano affatto.

incisione longitudinale caudale che diviene invece una linea continua che non mostra nemmeno un accenno di forma a V come si sarebbe potuto supporre data la sua origine (cfr. Fig. 2) [1]).

Per ottenere una perfetta cicatrizzazione delle due metà della superficie di sezione trasversale cefalica così ravvicinate, basta non toccare affatto la planaria, o limitarsi soltanto ad asportare i detriti di parenchima che fuoriescono nei primi momenti dopo l'operazione, dalla superficie di sezione longitudinale caudale. Mi sembra infatti sicuro che questa specie di medicatura, per la quale la superficie di sezione viene ad essere messa a più diretto contatto con l'acqua circostante, agevoli la cicatrizzazione, mentre l'asportazione di questa massa di detriti organici rende più difficile il progredire della cicatrizzazione dall'apice del V della ferita originaria [2]) e quindi impedisce che questa cicatrizzazione longitudinale caudale ostacoli la cicatrizzazione delle due metà della sezione trasversale cefalica che si desidera ottenere, stirando indirettamente di lato le due estremità laterali di quella.

Dopo poche ore la cicatrizzazione è avvenuta spontaneamente quasi sempre in modo talmente perfetto che la cicatrice è appena visibile come una sottilissima linea biancastra. Come conseguenza di ciò, la forma che la Planaria assume è molto diversa da quella tipica, poichè gli antichi margini laterali dell'animale, invece di decorrere quasi parallelamente fra di loro come prima facevano, ora invece nella parte anteriore convergono l'uno verso dell'altro in modo da formare un arco di cerchio regolarissimo come estremità cefalica. Di questo arco la sottile linea cicatriziale diretta esattamente in direzione sagittale sulla linea mediana costituisce il raggio, mentre il centro corrisponde all'estremità caudale di questa, cioè al punto medio della sezione trasversale originaria praticata per l'amputazione del capo.

Degno di nota per il paragone con quanto ha osservato Stevens per *Polychoerus*, è che non raramente questo limite co dale della linea cicatriziale, oltre che il centro della curva dei margini della estremità cefalica, costituisce anche il punto più rilevato di tale estremità, che viene ad assumere quindi una forma

---

[1]) Questo fenomeno è probabilmente in relazione alla tendenza ad un movimento circolare degli antimeri di Planaria isolati, con la superficie di sezione rivolta verso il centro.

[2]) Cfr. p. 294.

di cono molto depresso specialmente per la parte che è stata coinvolta in questo processo di anormale cicatrizzazione. È facile convincersi che questo risultato corrisponde ad una cicatrizzazione accompagnata da una rotazione delle estremità laterali verso la linea mediana, minore di quanto sarebbe stato necessario per un combaciamento delle due metà della sezione se ciò si fosse dovuto verificare proprio nel piano della planaria (cfr. Fig. 3 [1]) ed il primo stadio nella Fig. 5).

Le planarie in cui è avvenuta questa cicatrizzazione della superficie di sezione cefalica, non rigenerano mai più il capo spontaneamente. Mentre altri esemplari assolutamente identici ed identicamente operati tranne che per l'incisione longitudinale caudale, tenuti in condizioni identiche, già dopo quattro o cinque giorni mostravano la formazione di un blastema rigenerativo biancastro in cui si cominciavano a distinguere le macchie oculari, le planarie operate nel modo sopra esposto non rigenerano assolutamente nulla, per quanto possano vivere settimane e mesi. Anzi non solo la forma della estremità anteriore rimane identica a come era subito dopo avvenuta la cicatrizzazione, ma per di più, col progredire del tempo, anche la sottile linea cicatriziale biancastra scompare per la progressiva differenziazione dei tessuti, che si esplica anche come pigmentazione cutanea, in modo che alla fine non resta più nessuna traccia dell'operazione praticata (cfr. le condizioni dell'antica estremità cefalica del terzo stadio della Fig. 4).



Fig. 3

Quanto alla incisione longitudinale caudale praticata per rendere possibile la cicatrizzazione delle due metà della superficie di sezione trasversale cefalica, il suo destino può essere vario, senza che abbia importanza per il nostro argomento.

Di solito, avvenuta la cicatrizzazione cefalica che desideravo ottenere, non cercavo più nemmeno di oppormi al ravvicinamento delle due metà caudali. Ora, secondo che il peduncolo di connes-

[1]) Nella Planaria disegnata in questa figura fu asportato, oltre che il capo anche la metà caudale dell'antimero destro. L'inibizione del capo egualmente ottenuta, dimostra che il risultato è un effetto dei fattori locali che producono la cicatrizzazione e non richiede la contrapposizione di antimeri equivalenti. Cfr. anche p. 299.

sione lasciato era più o meno notevole, il risultato era diverso. Se esso era abbastanza esteso, le due metà caudali si divaricavano inizialmente relativamente poco. L'angolo che si forma dal divaricamento della ferita essendo relativamente acuto, facilmente permetteva che le due superficie vicine combaciassero specialmente all'apice del V, ed allora si verificava quanto è noto che si verifica anche per le incisioni longitudinali mediane cefaliche, cioè una progressiva cicatrizzazione delle due metà precedentemente distinte, in modo da ricostituire una estremità caudale perfettamente normale. Questa regolarizzazione secondaria dell'estremità caudale della planaria viene a mettere meglio in evidenza l'anormalità della forma dell'estremità cefalica ottenuta mediante la cicatrizzazione.

Nel caso invece in cui l'incisione longitudinale caudale fosse stata quasi completa, cioè il peduncolo fra le due metà all'estremo cefalico dell'animale fosse stato molto piccolo, la rotazione dei due antimeri in direzione opposta era quasi perfettamente di 90° in modo che le due superficie di sezione divaricandosi venivano a disporsi proprio su di una sola linea. In tali casi non si aveva mai più una ricostituzione della forma tipica nemmeno per la regione caudale che permane presso a poco con la forma disegnata per il primo stadio della Fig. 4 per tutto il tempo per cui si tiene in osservazione l'organismo. Una certa regolarizzazione per ognuna delle due metà si verificava,



Fig. 4.

ma credo di poter affermare che non si raggiunge mai per ciascuna delle due metà una rigenerazione dalla superficie di sezione quantitativamente tale da ricostituire l'antimero opposto come si verificherebbe nel caso di semplice sezione longitudinale di una planaria [1]).

[1]) Anche in tale caso del resto, come è noto, la morfallassi ha maggiore importanza della neoproduzione rigenerativa.

Dei due risultati della incisione longitudinale caudale il primo il più frequente, sia per le dimensioni del peduncolo trasversale sempre troppo notevoli per permettere una rotazione proprio di 90°, sia perchè la posizione di riposo delle due metà dell'animale non dura un tempo sufficiente per rendere impossibile la cicatrizzazione caudale. Ciò che di solito si osserva quindi, è un quid d'intermedio fra le due soluzioni, cioè si constata una cicatrizzazione delle due superficie di sezione verso l'estremità cefalica della ferita ed una permanente divisione dei due antimeri per un tratto più o meno notevole verso l'estremo caudale.

Nel caso in cui il divaricamento delle due metà è massimo, può osservarsi il fenomeno, constatato già da Van Duyne ('95) appunto come effetto di incisioni longitudinali mediane di Planarie integre, cioè la produzione di un capo eteromorfico diretto caudalmente originantesi dall'estremità cefalica della ferita (cfr. Fig. 4, che rappresenta tre stadii successivi della stessa Planaria durante la formazione del capo eteromorfico). È bene però notare che la for-



Fig. 5

mazione di questo capo eteromorfico non ha alcun rapporto con l'inibizione della normale rigenerazione del capo, perchè mentre il capo eteromorfico compare relativamente di rado [1]), la cicatrizzazione della superficie di sezione trasversale è costante, anche quando, invece di un capo eteromorfico in direzione codale, si ha

[1]) Forse quando l'estremità dell'incisione longitudinale divaricata giunge ad un livello molto prossimo al capo.

semplice ricicatrizzazione o anche tendenzaalla formazione di estremità codali (cfr. Fig. 5, che rappresenta due stadii successivi della stessa Planaria).

Comportamento fisiologico delle Planarie operate

Data la strana conseguenza di questa operazione, per la quale viene inibita la rigenerazione della regione dei centri nervosi principali, sono interessanti anche alcune notizie intorno al comportamento degli animali così operati.

Come ho già detto, subito dopo l'operazione, le due metà, riunite fra di loro dal ponte trasversale all'estremo cefalico, mostrano una notevole mobilità: si divincolano fra di loro come due esseri indipendenti, con due volontà distinte, ma qualche volta invece si muovono sinergicamente ed in questo caso appunto si spostano nella bacinella, sempre comportandosi in modo negativamente fototattico come le planarie normali e quelle alle quali semplicemente sia stata amputata la testa [1]), e sempre con una energia di movimenti molto notevole.

A questo periodo segue, come anche abbiamo accennato, e come del resto costantemente si verifica nelle Planarie in seguito a qualunque incisione, il periodo di quiete perfetta durante il quale l'animale assume la posizione di riposo, dalla quale appunto, come abbiamo visto, dipende nel nostro caso la cicatrizzazione della superficie di asportazione del capo.

Però, mentre nelle decapitazioni semplici, questo abbassamento della sensibilità dura solo poco tempo, in modo che già dopo non molto la Planaria ha riacquistata quasi perfettamente la sua motilità normale ed i normali riflessi, nel caso invece in cui si sia verificata la cicatrizzazione della superficie di amputazione del capo, ciò non si verifica punto.

Anzi, non solo non risorge la sensibilità primitiva, leggermente esacerbatasi subito dopo l'amputazione, ma invece permane quell'ottundimento di sensibilità che caratterizza il periodo della posizione di riposo. Il giorno seguente all'operazione le Planarie acefale, in seguito ad uno stimolo tattile o luminoso si muovono, ed i movimenti delle due metà ridivengono sinergici dopo la cicatrizzazione dell' estremo cefalico e più ancora se questa è accompagnata da cicatrizzazione parziale o totale dell'incisione longitudinale caudale. I movimenti però sono molto torpidi e lenti rispetto

[1]) Cfr. specialmente Loeb '94 p. 254-6 e Parker, Burnett '00 e Lillie '01.

a quanto di solito avviene: degno di nota è che in questo fenomeno, « l'iniziativa del movimento » che nella Planaria normale è presa dall'estremità cefalica terminale, qui è presa dall'estremità caudale della cicatrice della superficie di sezione dovuta all'amputazione del capo, cioè da quella parte che corrispondeva al punto medio della regione più cefalica rimasta in seguito all'operazione, e che avrebbe presa tale iniziativa anche nel caso di semplice amputazione del capo. Ciò è specialmente evidente nel caso in cui la regione si presenti sotto forma conica depressa, come abbiamo precedentemente accennato, poichè in tal caso il punto da cui parte l'iniziativa del movimento è appunto l'apice del cono.

Nei giorni seguenti la sensibilità e l' energia dei movimenti, invece di andare crescendo come di solito avviene parallelamente alla rigenerazione del nuovo capo, diminuiscono progressivamente. Prima la Planaria diviene sempre più torpida, ed infine rimane immobile in un punto della vaschetta, per ore ed ore, insensibile ad eccitazioni luminose intense [1]), e reagendo solo con contrazioni parziali e con leggèri spostamenti ad energici stimoli tattili. Ciò suole verificarsi circa dopo trascorsa una settimana o meno dall'operazione, quando la linea cicatriziale va scomparendo e quando gli altri individui ai quali fu semplicemente amputato il capo, e che lo hanno già riformato con macchie oculari perfettamente differenziate, spinti dalla loro indole, senza l'azione di stimoli grossolanamente constatabili, percorrono velocemente in tutti i sensi la vaschetta, con quella mobilità caratteristica che ha valso loro il nome di Planarie.

L'assenza morfologica del capo ha in questa differenza di comportamento la sua espressione fisiologica.

---

[1]) Cfr. anche Lillie **'01** per i *Dendrocoelum* decapitati ad un livello al quale il capo non si rigenera più; Child **04**[1], **04**[2] p. 464 e **'05** per il comportamento dei segmenti di *Leptoplana* a diversi livelli e l'importanza di questo fatto per l'ulteriore evoluzione dei fenomeni rigenerativi e Steinmann (**'08** p. 555-558) per *Procerodes* che nemmeno rigenera il capo quando questo è tagliato ad un livello postfaringeo.

Gli altri casi di mancanza di rigenerazione

Mancanza di rigenerazione nei Turbellarii

Precedentemente a questo risultato da me ottenuto di inibizione dell' accrescimento rigenerativo, esistevano già per i Turbellarii alcune notizie che si riattaccano più o meno intimamente alle esperienze ora esposte, per l'assenza di rigenerazione che anche in tali casi è stata constastata.

L'assenza di rigenerazione però si verifica in condizioni diverse che debbono essere suddivise in due gruppi distinti.

Al primo gruppo infatti appartengono i casi in cui la rigenerazione non si verifica a causa della cicatrizzazione, nonostante che la parte dell'organismo considerata e le condizioni di ambiente la avrebbero altrimenti permessa.

Al secondo gruppo appartengono invece le osservazioni, più numerose, ma per noi meno interessanti, di assenza di rigenerazione dovuta non ai fenomeni di cicatrizzazione, ma alla natura intrinseca della regione del corpo che dovrebbe rigenerare, o alle condizioni ambienti nelle quali l'organismo è posto.

Come vedremo però in seguito questi fenomeni non sono nettamente separati da quelli del primo gruppo e si illuminano a vicenda.

Quanto alle inibizioni cicatriziali di rigenerazioni che si sarebbero altrimenti verificate, è opportuno distinguere (più per ragioni apparenti però che per reale differenza di natura dei due fenomeni), i casi nei quali la cicatrizzazione inibisce una iperrigenerazione dalla superficie di sezione di una ferita, da quelli nei quali la cicatrizzazione impedisce invece una normale rigenerazione che avrebbe portato alla regolazione della forma tipica.

Alla prima di queste categorie, che comprende i fenomeni di cui ho fatta l'analisi generale nel mio lavoro precedente (P. Della Valle '**13**), appartengono i fatti di rapidissima semplice guarigione di ferite e lacerazioni profondissime del corpo delle Planarie, dalle quali certamente si sarebbero originate gravi etermofosi se non si fosse subito verificata la cicatrizzazione. Ricorderò solo che le prime osservazioni di ciò rimontano a Dalyell '**1814** e Wymann '**63**, e che questa pure è la causa della frequente assenza di duplicità anteriori nel caso già citato di incisioni longitudinali poco profondo

o rapidamente guarite, studiate di recente specialmente da STEINMANN ('10).

Alla seconda categoria, cioè a quella che comprende i fenomeni più simili a quelli descritti nel presente lavoro, e propriamente i fenomeni di inibizione di una normale rigenerazione per effetto della cicatrizzazione, non appartenevano finora che solo alcune osservazioni, di natura nemmeno del tutto probativa.

Per il genere *Planaria* qui studiato e che è anche quello che presenta capacità rigenerativa massima, le prime osservazioni sono state fatte da MORGAN (**'98**). Questo autore constatò (p. 379, fig. 32) che dei pezzi triangolari ad apice cefalico limitati lateralmente dal margine dell'animale, potevano all'estremità anteriore ripiegarsi su se stessi dalla parte della superficie di sezione, e così cicatrizzare. In questi casi in cui l'estremità anteriore era costituita da tessuto antico [1]), non si sviluppò mai un capo.

Analogamente più tardi BARDEEN (**'03** p. 15-16, fig. 15) osservò ripiegamento su se stessa dalla parte della superficie di sezione della estremità caudale di una *Planaria* tagliata longitudinalmente con conseguente mancanza di regolazione della forma normale.

Nello stesso lavoro sopra citato, MORGAN (**'98** p. 380-1), constatò pure che dei brevi pezzi di *Planaria* compresi fra due sezioni trasversali prossime, curvano fortemente in direzione mediale le estremità laterali della superficie di sezione.

In tali casi frequentemente l'estremità cefalica cicatrizza senza rigenerare il capo. MORGAN credeva che ciò dipendesse dall'impedimento all'allargamento della regione cefalica prodotta dal più rapido accrescimento del blastema caudale, ma i lavori successivi di CHILD (cfr. spec. **11**[2] p. 290) hanno dimostrato che l'energia di rigenerazione del capo, fra l' altro è inversamente proporzionale alle dimensioni longitudinali del pezzo considerato. Però la conclusione troppo assolutistica di CHILD che il capo non è che non si rigeneri perchè avviene la cicatrizzazione, ma che la cicatrizzazione avviene perchè il capo non si rigenera, trova ostacolo nel fatto che MORGAN ha potuto ottenere da questi stessi pezzi rigenerazione del capo con una nuova sezione trasversale. CHILD (**11**[2]

---

[1]) A questo proposito però si deve ricordare che CHILD (**'11**[3] p. 200-1 e **'11**[1] p. 233) ha osservato che pezzi di Planaria, che avevano rigenerato un solo occhio o nessuno perchè mantenute in cattive condizioni, rimesse nelle condizioni più opportune ne produssero dei nuovi più normali. Ciò però si verifica solo se la condizione teratoftalmica non era durata più di un paio di settimane, o anche meno se si trattava addirittura di capi anoftalmici.

p. 211 nota) afferma che avrebbe in seguito dimostrato come nemmeno questo argomento sia probativo, ma non mi pare che abbia in seguito data tale dimostrazione, a meno che non accenni all' innalzamento della capacità rigenerativa che può verificarsi in regioni più caudali per l'esistenza potenziale di un secondo zooide.

Più tardi Bardeen ('01 p. 50, fig. 33) tentò di far cicatrizzare i due lembi di una ferita a V ad apice caudale prima che si verificasse la rigenerazione del capo, ma non vi riuscì mai, tranne che in un caso, nemmeno per il quale però egli è sicuro del risultato per il troppo breve tempo per il quale l'animale visse. Nuovi dispositivi da lui stesso escogitati in seguito a questo stesso scopo ('03 p. 4-5, fig. 1 a 2), nemmene giunsero ad impedire la rigenerazione. Lilian Morgan ('06 p. 272) invece, innestando sulla superficie di sezione ottenuta per l'asportazione del capo un pezzo di un altro individuo, ottenne per *Planaria* cicatrizzazione senza rigenerazione. Nel caso poi (p. 274-5) che fosse stato innestato un segmento con inversione di polarità, se una parte della superficie di sezione rimaneva libera, da questa si rigenerava un capo. Analoghi risultati ha ottenuto anche Moretti ('12) che ha studiato il destino delle parti di *Planaria* innestate in sede anomala.

Per il capo isolato di *Planaria* Lang ('12 p. 404-6 fig. testo 2) ha notato che non si ha rigenerazione quando la superficie di sezione giunge a cicatrizzare su se stessa. L' A. crede che ciò si debba alla resistenza opposta specialmente dalla cicatrizzazione dello strato muscolare.

Nel genere *Bipalium* T. H. Morgan ('00) ha osservato fenomeni analoghi, perchè ivi anche piú frequentemente che nella *Planaria* la superficie di sezione da amputazione del capo cicatrizza senza rigenerare, specialmente se si tratta di segmenti di brevi dimensioni longitudinali (p. 570 fig. 6) o di linea di sezione a Z, (p. 577 fig. 14), nel qual caso la superficie di sezione più cefalica si ripiega su se stessa in modo da cicatrizzare con opposizione di polarità sul tratto trasversale più caudale; praticando un innesto con opposizione di polarità fra due pezzi ai quali fu asportata la parte cefalica, si ottiene cicatrizzazione senza rigenerazione.

In *Polychoerus caudatus* secondo Stevens ('05) nelle amputazioni del capo, l'avvicinamento delle due parti laterali della superficie di sezione e la loro cicatrizzazione è la regola, anche se si tenta di rendere ciò più difficile con un taglio a V ad apice

cefalico e solo eccezionalmente avviene la comparsa di blastema fra i due margini con la consecutiva rigenerazione del capo.

Questo comportamento fa passaggio a quello di *Dendrocoelum* che caudalmente al terzo anteriore del corpo non rigenera il capo (LILLIE '01, T. H. MORGAN '04 p. 163), non per cicatrizzazione precoce dei margini della ferita come credeva SCHULTZ ('02 p. 2), ma per incapacità intrinseca, giacchè, almeno la forma americana, non rigenera neanche se si impedisce tale cicatrizzazione con una amputazione a V con apice cefalico (T. H. MORGAN '04 p. 159-163).

Così pure in *Leptoplana* l' assenza di rigenerazione non dipende [1]) dalla cicatrizzazione dei margini che anche qui si verifica (SCHULTZ '02 p. 17-21), ma dall'assenza dei gangli (CHILD '04, LILIAN MORGAN '05). Infatti non si verifica rigenerazione neanche se si pratica una nuova amputazione a V con apice cefalico (CHILD '05 p. 532-3 fig. 44-5).

Analogamente non sono capaci di rigenerare il capo da livelli postfaringei i tricladi marini *Procerodes lobata*, *Procerodes segmentata*, *Cercyra hastata* (cfr. STEINMANN '08 p. 551 e WILHELMI '09 p. 73).

In molto minor grado che nelle specie ora citate questa mancanza rigenerativa si verifica anche nel genere *Planaria*, dove è stata studiata a lungo da CHILD 11[1]-11[4] e CHILD e Mc KIE '11 p. 41. Questi autori hanno potuto anche dimostrare in *Planaria dorotocephala* che si ottengono per la rigenerazione del capo forme tanto più gravemente ipotipiche (teratoftalmiche, teratomorfiche, acefale), quanto più il segmento isolato è breve, quanto più la superficie di sezione è prossima all'estremo posteriore di uno zooide e quanto più il metabolismo è stato diminuito dall'azione della temperatura o di veleni. Fenomeni analoghi sono stati osservati per la rigenerazione della coda (L. MORGAN '06 p. 272 e 289-290) dove però la scarsa differenziazione morfologica della parte da rigenerare rende il risultato poco netto.

Ad un certo livello poi la tendenza sempre minore alla rigenerazione dell'estremità più lontana è vinta, qualunque sia la direzione della superficie di sezione, dalla tendenza sempre più forte alla rigenerazione dell'estremità prossima (T. H. MORGAN '04 e '05).

---

[1]) Qualche dubbio potrebbe ancora sussistere da una fuggevole affermazione di L. MORGAN ('05 p. 189).

Conchiudendo nei Turbellarii la cicatrizzazione può impedire la rigenerazione, benchè non sempre ciò avvenga [1]), ma la mancanza di rigenerazione il più delle volte dipende da cause intrinseche al pezzo di organismo rimasto, ed in tali casi, non verificandosi l'accrescimento rigenerativo, la ferita cicatrizza.

Mancanza di rigenerazione negli altri organismi

Analogamente a quanto abbiamo visto per i Turbellarii, anche negli altri animali la cicatrizzazione può più o meno completamente impedire la rigenerazione, sia che si tratti di superrigenerazioni da ferite (cfr. P. Della Valle '**13**), sia anche che si tratti di rigenerazioni di parti dell' organismo asportate. In questo ultimo caso ciò è stato ottenuto mediante innesti omoplastici eupolari (*Hydra* Wetzel '**95**; *Lumbricus* Joest '**97** p. 447) o anche antipolari (code di Lombrici uniti per le estremità cefaliche Joest '**97** p. 495; coda dei girini di Anuri Harrison '**98**), ma anche con altri mezzi mediante i quali la superficie di sezione non rimanga esposta all'esterno. Così p. es. un tronco di *Tubularia* amputato che sia stato legato ad un'estremità, ivi non rigenera un idrante, nè una zampa di *Triton* rigenera il radio e l'ulna (Wendelstadt '**01**) o la fibula (Reed '**03** p. 154) asportate con minima lesione dei tessuti esterni. Tornier ('**06**[1] e **06**[2]) ha poi avuto il merito di dimostrare per le code dei girini e dei Tritoni che, facilitando col tracciato della sezione o con meccanismi di sutura la cicatrizzazione dei tessuti più superficiali, può verificarsi una specie di conflitto tra la cicatrice così formata e l'accrescimento rigenerativo degli organi assili da cui dipende l'aumento in lunghezza della coda.

La rigenerazione complessiva che si ottiene è cioè tanto più imperfetta ed anormale quanto maggiore è la perfezione che la cicatrice riesce a raggiungere [2]).

---

[1]) Cfr. oltre le esperienze di Bardeen su *Planaria* precedentemente citate, le osservazioni di Monti ('**00** p. 5) per *Thysanozoon* e di Stevens ('**05** p. 338) per *Polychoerus*

[2]) Ciò forse vale anche per l'interpretazione della mancanza di rigenerazione della coda di *Lumbriculus* nel caso che venga asportato anche il capo. Ciò infatti si verifica solo se la decapitazione viene praticata contemporaneamente all'asportazione della coda e non invece se si asporta il capo a rigenerazione caudale iniziata (Morgulis '**11**). La diminuzione di vitalità prodotta dalla decapitazione permette cioè che la cicatrice raggiunga un grado di saldezza tale da impedire la rigenerazione che pure si sarebbe potuta verificare.

Questo fenomeno dell'inibizione della rigenerazione per effetto della cicatrizzazione ha certo importanza anche per la frequente mancanza di rigenerazioni di parti innestate omoplasticamente in sede anomala nello spessore dei tessuti.

Non vi è bisogno di dire però che anche fuori dei Turbellarii la rigenerazione di solito manca per cause di natura interna e la cicatrizzazione può così verificarsi. Così p. es. è stata constatata l'influenza:

I.- Del livello al quale fu praticata l'amputazione che, come nei Turbellarii così negli altri animali produce ipotipia rigenerativa (*Hydra* PEEBLES '97 p. 797; *Cerianthus* CHILD '03; *Lumbricus* T. H. MORGAN 95; coda di larve di *Rana* ELLIS '09 etc.) o addirittura completa assenza (tentacoli di *Hydra* PEEBLES '97; braccia di *Asterias* KING '00 p. 726-7; completa asportazione di arti di Anuri larvali BRAUS '06 DÜRKEN '11 e di Urodeli adulti KURZ 12 etc.).

II.-Della mancanza di determinate correlazioni interne come p. es. la mancanza di innervazione (cfr. p. es. GODLEWSKY '05, DÜRKEN '11 e la bibliografia ivi citata).

III.-Delle modificazioni prodotte nell'organismo dal suo progressivo invecchiamento (cfr. i paragrafi 4 dell' ottimo riassunto di PRZIBRAM '09 e, per un'ampia analisi sperimentale di uno dei casi più tipici, una memoria di prossima pubblicazione del mio amico e collega Dr. E. MARCUCCI). Oltre queste influiscono probabilmente ancora altre cause che si esplicano con diversa intensità secondo la specie dell'organismo che si considera, spesso forse in modo proporzionale alla sua complessità morfologica (cfr. PRZIBRAM '09 p. 217-219).

Su tali fenomeni ritorneremo ancora, da un punto di vista generale, nelle pagine seguenti.

Le inibizioni di sviluppo fuori della rigenerazione

Il fatto ora esaminato dell'eventuale assenza di rigenerazione da parte di una superficie di sezione nel caso che si verifichino determinate condizioni, si ricollega ad un' ampia categoria di fenomeni, di importanza fondamentale per la teoria degli organismi.

Tali condizioni che hanno azione inibitiva sullo sviluppo normale di determinate parti dell'organismo, possono essere opportunamente distinte in due categorie: in quelle che si verificano nel

caso di contatto immediato, ed in quelle che si verificano per azione indiretta a distanza più o meno notevole.

Alla prima categoria che, come vedremo nella parte teorica, è per noi la più interessante, appartengono alcuni dei risultati più noti della embriologia sperimentale. Infatti nello sviluppo delle uova capaci di regolazione, ogni blastomero, che, isolato, sarebbe capace di dare un organismo completo, è inibito parzialmente dalla sua continuità con i blastomeri prossimi, onde non dà origine che ad una determinata differenziazione. Per l'analisi teorica del fenomeno è anche importante la constatazione che si ottiene inibizione mutua delle parti venute a reciproco contatto anche nel caso di fusioni di uova diversamente orientate o di embrioni che nell'ulteriore sviluppo vengano mutuamente a contatto in una direzione qualunque. Questi fatti che sono l' origine delle duplicità embrionali così multiformi e studiate (cfr. Schwalbe '07), hanno il loro perfetto corrispondente nello sviluppo rigenerativo in ciò che frequentemente si verifica nel caso delle doppie rigenerazioni inverse da fratture, giacchè le due produzioni enantiomorfe, facilmente vengono ad incontrarsi e mutuamente si inibiscono nella zona di contatto, onde la duplicità essenziale dell'accrescimento complessivo viene più o meno mascherata [1]).

È importante però constatare che questa non è una legge generale, come risulta specialmente dalla frequente rigenerazione di pezzi innestati con inversione di polarità anche dopo cicatrizzazione apparentemente perfetta [2]).

---

[1]) Degna di nota è a questo proposito la probabile ipotesi della prima origine dei tumori maligni da spontanea eliminazione per determinate cellule più o meno differenziate, delle correlazioni inibitive preesistenti, analogamente p. es. a quanto si verifica pei blastomeri di uova di Echinidi poste in acqua priva di calcio.

[2]) Cfr. Wetzel '95 per il completamento tardivo di due segmenti di *Hydra viridis* e *grisea*, innestati in modo eupolare; Joest ('97 p. 497-8) per la formazione di una gemma rigenerativa del capo dal tessuto cicatriziale differenziantesi di due code di Lumbrici innestati fra di loro con opposizione di polarità; Peebles ('00 p. 465 fig. 45) per la formazione di due abbozzi di idranti sulle due superficie unite di due segmenti di *Tubularia* innestati fra loro; King ('01 p. 150-1 fig. 2-4) per un caso in cui avvenne la rigenerazione dei tentacoli delle due metà di una estremità orale di Idra tagliata trasversalmente e profondamente incisa longitudinalmente, che si erano poi mutuamente innestate con opposizione di polarità in modo non molto dissimile dalla esperienza esposta in questo lavoro; ed anche Morgan '08 per la rigenerazione di una zampa di *Triton* nel caso che si fosse tentato di innestarvi sulla superficie di sezione un piccolo segmento con opposizione di polarità.

Nel caso di parti di costituzione complessa sembra che la cicatrizzazione

Degno della massima considerazione è poi il fatto che questa inibizione da contatto non è solo l' effetto di altre parti viventi, ma può essere anche prodotta in modo diverso. Ciò è dimostrato specialmente dalle esperienze che hanno provato come nello sviluppo degli Anuri, un blastomero ucciso agisce proprio nello stesso modo come un blastomero vivo per ciò che riguarda l' influenza sull' altro blastomero. Anche le esperienze di Loeb ('00) sul riassorbimento degl'idranti di *Campanularia* per azione di un contatto con un corpo solido hanno forse analogo significato, come del resto in fondo appartengono a questo stesso ordine di fenomeni le mancanze od alterazioni dello sviluppo ontogenetico o rigenerativo dovute a cause puramente meccaniche, come i piedi atrofici delle donne cinesi e le iperrigenerazioni parzialmente o totalmente atrofizzate da resistenze meccaniche incontrate in altre parti del corpo.

La seconda categoria, è più lontana dal nostro argomento, ed ha forse invece, come vedremo in seguito, maggiore importanza per l'interpretazione dei fenomeni di restituzione morfallattica ed avventizia.

Fra tali correlazioni inibitive esercitantisi non col meccanismo dell' immediato contatto, si possono distinguere quelle dovute all'assenza di determinate parti dell'organismo (quali potrebbero p. es. essere i rapporti esistenti fra la formazione della lente e coppa retinica negli Anfibii, sviluppo dello scheletro e formazione delle braccia nei Plutei, esistenza degli organi genitali e caratteri sessuali secondarii etc.), da quelle dovute invece alla contemporanea presenza di altre parti dell'organismo. Fra queste ultime inibizioni, relativamente più interessanti per noi, ricorderò la differenziazione delle cellule genetiche che inibisce lo sviluppo dell'asse vegetativo nelle Angiosperme; i rapporti fra la chela di un lato e quella del lato opposto nei Crostacei eterochelici o fra l'opercolo sviluppato e quello atrofico nei Serpulidi etc. Analoghe debbono essere le cor-

---

dovrebbe riguardare ciascuna differenziazione per poter essere perfettamente efficace. Ciò è dimostrato specialmente dalle esperienze di Harrison ('98) sull'innesto con opposizione di polarità di code di girini di Rana. In tali casi non si ha la rigenerazione se i singoli costituenti della coda cicatrizzano con la differenziazione corrispondente, ma si rigenerano invece, anche isolatamente (cfr. p. 458, fig. 18) quei costituenti che non siano giunti a cicatrizzarsi in tale modo.

relazioni inibitive esercitantisi fra le diverse parti di una colonia che, dai casi più gravi del polimorfismo con individui straordinariamente atrofici (vibracularie) giunge alla semplice limitazione reciproca di accrescimento delle diverse parti di una pianta o di una colonia di Celenterati dalla quale dipendono l'habitus complessivo e le dimensioni medie di queste entità biologiche.

A questi fenomeni di correlazioni fra le diverse parti dell'organismo si riattaccano pure alcuni risultati di inibizione più o meno specifica dello sviluppo di alcune parti dell'embrione ottenute mediante sostanze chimiche (cfr. p. es. Herbst '95 per l' inibizione della gastrulazione negli Echinodermi, Stockard '07 per l' inibizione dello sviluppo della parte rostrale del capo che porta alla ciclopia etc.).

Come si vede quindi tanto nell'una quanto nell'altra categoria di fenomeni di inibizione dell'accrescimento si è già ottenuto qualche risultato di dominabilità mediante agenti esterni, assolutamente paragonabile a ciò che è la partenogenesi sperimentale nel campo dei fenomeni di eccitazione e di avviamento alla morfogenesi.

Le cause della cicatrizzazione e dell'accrescimento rigenerativo

Visto così brevemente quali sono i fenomeni simili a quelli da noi constatati, ci resta ancora da cercare di comprendere la vera essenza dei fattori fondamentali del risultato ottenuto, cioè la natura del processo di cicatrizzazione e la natura delle cause dell'accrescimento rigenerativo.

Per ciò che riguarda la cicatrizzazione, o per parlare più esattamente, la epitelizzazione della superficie di sezione, si deve notare per prima cosa che essa deve essere considerata come un fenomeno sostanzialmente diverso dal processo rigenerativo, e non come il primo gradino di questo. Per convincersene basta pensare all'enorme capacità con la quale avviene il rivestimento epiteliale delle ferite in organismi assolutamente privi di capacità rigenerativa (pupe di Lepidotteri, regione cefalica delle larve degli Anuri) [1]) ed alla notevole difficoltà ad una rapida cicatrizzazione anche di ferite lineari che presentano invece organismi ad altissimo potere rigenerativo (p. es. *Triton*).

[1]) Cfr. anche Morgan '07 p. 85-87, Child '06[2] p. 564.

Ciò viene anche dimostrato dal fatto che mentre la rapidità dell'accrescimento rigenerativo è sempre più facile in una direzione dell'organismo anzichè in un'altra, il rivestimento epiteliale si compie invece, dentro limiti amplissimi indipendente dalla orientazione delle parti poste a contatto, come si vede specialmente nello studio degli innesti di celenterati, di vermi e di larve di Anfibii.

La velocità sensibilmente identica con la quale avviene il rivestimento epiteliale di una superficie di sezione, qualunque sia l'orientazione delle parti sottostanti, dimostra dunque che questo fenomeno non ha che rapporti debolissimi con i fattori determinanti la forma complessiva dell'organismo (cfr. anche MORGAN '**07** p. 231), e che esso deve essere invece il risultato di cause molto più semplici.

Considerando obbiettivamente le cose, noi possiamo assolutamente paragonare i rapporti esistenti fra un epitelio ed un tessuto sottostante a quelli esistenti fra una determinata fase liquida ed un'altra fase con tensione superficiale minore e parzialmente miscibile con la precedente, cioè tale che si raccolga alla superficie libera della prima, cioè p. es. come un sottile strato di olio su di una massa di acqua.

Ora, se in un modo qualunque si pratica una superficie di sezione in questo sistema, cioè se si crea nuova superficie libera della fase interna, la fase esterna subito tenderà ad espandersi anche su questa nuova superficie libera con una velocità che sarà funzione soltanto della differenza di tensione superficiale fra le due fasi e della viscosità della fase che si espande. Come si vede, concepito il fenomeno in questo modo diviene perfettamente comprensibile come l'epitelizzazione avvenga, specialmente in primo tempo senza nessuna moltiplicazione cellulare, per semplice spostamento in massa delle regioni dell' epitelio limitrofo alla superficie di sezione.

Da questa concezione dell'epitelizzazione dal punto di vista della tensione superficiale [1]) ne segue, come si comprende, che essa

---

[1]) HEFFERAN ('**02** p. 574, 576, 581-3) ha avuto il merito di paragonare i risultati trovati da PLATEAU per le gocce liquide, a quelli trovati per gl'innesti delle Idre. Il fattore della tensione superficiale in questo caso non è certamente il solo da considerare, perchè la grande complessità dei fattori della forma complessiva di un organismo di composizione eterogenea, è dimostrata appunto dalla forma di equilibrio sempre enormemente complessa dal punto di vista geometrico.

tende a realizzare sempre il minimo di sviluppo di superficie possibile in quelle determinate condizioni. Questo principio appunto ci permette di spiegarci nel modo più semplice i fenomeni offerti dal modo di cicatrizzare di una ferita del corpo della *Planaria* con superficie di sezione più o meno fortemente divaricate a V. In tale caso infatti, che si verifica, oltre che nel caso nostro, anche in tutte le ferite profonde del corpo della Planaria, la cicatrizzazione può avvenire sia per riunione dell'epitelio dorsale con l'epitelio ventrale al disopra della superficie di sezione, quanto fra l'epitelio dorsale di un lato e quello dell'altro lato della ferita (e analogamente per l'epitelio ventrale), procedendo dall'apice del V formato dalla ferita divaricata ed avvicinandone così progressivamente i margini. È evidente che se i due margini della ferita saranno fra loro divaricati o si muoveranno continuamente l'uno rispetto all'altro, il primo metodo di cicatrizzazione prevarrà rispetto al secondo. L'inverso avverrà invece se i due margini sono fra loro prossimi e si mantengono immobili.

Ciò spiega pure l'influenza che su questo fenomeno può avere la presenza fra essi di una massa di detriti cellulari sui quali l'epitelio possa estendersi da un lato all'altro come su di un ponte, come abbiamo visto a p. 278.

È però da considerare che la facilità molto maggiore con la quale l' epitelio della superficie dorsale tende a riunirsi con l'epitelio della superficie dorsale anzichè con quello della superficie ventrale (cfr. p. 304) e la natura molto più perfetta di tale riunione, come vedremo risultare dall'analisi successiva, fa pensare che fra questi due epitelii esista una certa differenza. In questo caso il fenomeno si avvicinerebbe a ciò che si verifica quando si tratta della fusione di differenziazioni diverse in cui ciascuna di esse si comporta in modo autonomo, e che ha la sua espressione più tipica nel caso della cicatrizzazione mutua di due margini dove si incontrino epitelii diversamente differenziati.

In tale caso infatti (che si verifica nella chiusura del tubo nervoso, della capsula acustica, del cristallino e nella saldatura della plica opercolare dei vertebrati superiori dove il fenomeno è stato da me analizzato), la preesistente continuità fra due epitelii diversi è addirittura vinta dalla tendenza che ciascuna delle due specie di epitelii ha di formare una sola continuità collo sviluppo di superficie relativamente minimo.

Quanto alla natura delle cause dell'accrescimento rigenerativo, dalle esperienze esposte in questi due miei lavori e dagli altri risultati finora ottenuti, è possibile giungere a qualche risultato probabile.

Non sembra dubbio infatti, per questo caso speciale di restituzioni, che la ferita in tanto rappresenta la causa della rigenerazione, in quanto altera le condizioni nelle quali normalmente si trovano le cellule che vengono a costituire la superficie di sezione (cfr. Roux '**93** p. 658).

Ora l' accrescimento che tali cellule iniziano in seguito alla creazione di una superficie di sezione, può essere interpretata in due modi opposti e solo in questi due modi, cioè, o come effetto di uno stimolo nuovo che queste cellule subiscono in quanto sono esposte ad un ambiente esterno speciale, o invece come effetto della eliminazione, prodotta dalla ferita, di inibizioni che precedentemente influivano su tali cellule impedendone l'ulteriore sviluppo.

Quanto alla prima interpretazione che subito si presenterebbe alla mente specialmente nel nostro caso, giustamente ha fatto notare Driesch ('**09** p. 4), che, data la non specificità dell'azione dei fattori dell' ambiente esterno e data la frequente notevole indifferenza prospettica delle cellule costituenti la superficie di sezione, essa non regge punto alla critica, perchè in tali casi che costituiscono il comportamento tipico [1]), mancherebbe qualunque causa perchè il prodotto dell'accrescimento rigenerativo di determinate cellule, in un caso riproduca una data parte e in un altro caso una parte diversa, cioè p. es. perchè le cellule di un determinato livello di una planaria, esposte allo stesso ambiente esterno, una volta rigenerino un capo ed un'altra volta una coda [2]).

L'eliminazione di questa possibile via di spiegazione, ci obbliga ad esaminare attentamente l'altra, cioè l'ipotesi che la ferita

---

[1]) Diverso è il caso di quelle parti altamente differenziate di organismi complessi che sono capaci di riprodurre una sola cosa, in qualunque direzione ciò avvenga. Come ho dimostrato nel mio precedente lavoro, ciò appunto è la causa delle iperrigenerazioni in cui si verifica la legge di Bateson.

[2]) Eccezionali sono i casi simili a quelli constatati da Cavolini nel 1785 (p. 154-156) per *Pinnaria*, nei quali è la specificità dell'ambiente esterno quella che determina la specificità della rigenerazione; ma anche in tali casi ciò non vale per le differenziazioni intrinseche della parte che o in un caso o nell'altro viene formata.

Dire con Child ('**04** [2] p. 488) che la spiegazione dell'accrescimento rigene-

provochi l'accrescimento rigenerativo in quanto sottrae le cellule della superficie di sezione ad influenze inibitive che ne arrestavano lo sviluppo nel normale equilibrio dell'organismo.

Nel caso della rigenerazione che sussegue all'amputazione di una determinata parte dell'organismo, tale ipotesi è stata anche già emessa in modo più o meno chiaro, nel senso che la scomparsa della parte in questione fosse la causa che ne permettesse la ricostituzione da parte delle cellule della superficie di sezione, perchè proprio la presenza di quella parte inibiva normalmente lo sviluppo di esse. Scientificamente ciò si sarebbe potuto enunciare come una conseguenza del fatto che l'organismo deve essere considerato come un sistema chimico complessivo, nel quale quindi l' esistenza di uno dei prodotti della reazione inibisce l' ulteriore procedere della reazione che ne produrrebbe ulteriormente.

Ma questo principio fondamentale della cinetica chimica, che deve necessariamente essere valido anche per gli organismi (cfr. P. Della Valle '**13** p. 145) e che certamente ha importanza massima anche per le restituzioni che si verificano per morfallassi o per gemmazione avventizia, nel caso delle rigenerazioni propriamente dette, deve essere applicato in un modo speciale.

Le esperienze sulle iperrigenerazioni da emisezioni dimostrano infatti con tutta evidenza che non è la mancanza nell'organismo di una determinata parte quella che provoca l'accrescimento rigenerativo, modificando per la sua mancanza la composizione dell'ambiente liquido dell'organismo. La continuità chimica di questo non può essere alterata dalla ferita, ed essendo quindi la parte ancora esistente che verrà iperrigenerata, inserita sullo stesso ambiente liquido della superficie di sezione, questa potrebbe e dovrebbe continuare a ricevere, insieme ai materiali nutritivi, quelle stesse sostanze che prima ne avrebbero dovuto inibire lo sviluppo e dovrebbero quindi ancora continuare ad inibirlo [1]).

---

rativo risieda nella conoscenza dei fattori capaci di influenzare la moltiplicazione cellulare, significa non vedere che ciò che si tratta di comprendere è proprio la causa per la quale questi fattori vengano a realizzarsi nei singoli casi proprio nel modo che porta a quel determinato risultato, cioè p. es. nel caso solito, alla ricostituzione della forma normale.

[1]) Ciò, come si comprende, vale sia che si voglia supporre un'azione qualitativa, sia che si voglia supporre, una semplice azione quantitativa. Per quest'ultima ipotesi, che pure è stata accennata (cfr. p. es. Steinmann '**08** p. 542)

Se ciò non avviene, significa che non di questa natura debbono essere tali inibizioni, ed allora non resta che ammettere o che queste si trasmettano a notevole distanza per una via diversa da quella dell'ambiente liquido interno comune; oppure invece che la specificità della parte distaccata completamente o parzialmente non abbia influenza sulla natura dell' accrescimento rigenerativo che proverrà dalla superficie di sezione, e questa invece venga determinata soltanto dalla variazione che le cellule della superficie di sezione hanno subito per effetto della ferita nei loro rapporti immediati.

La prima di tali ipotesi, alla quale sembrerebbe che DRIESCH ('09) voglia aderire nella sua magistrale conferenza sulla natura dello stimolo delle restituzioni, non mi sembra accettabile, perchè obbiettivamente, di possibili vie di correlazioni fra le parti dell'organismo, diverse da quella dell'ambiente liquido, non conosciamo che le vie nervose. Ora anche a prescindere dalle piante e dai protozoi, le numerose ricerche fatte sulle correlazioni esistenti fra rigenerazione ed innervazione dimostrano che queste sono tutt'altro che costanti e specialmente che non hanno di solito specificità, limitandosi più che altro alla funzionalità della parte ed al suo tropismo generico. Nessuna specificità poi dimostrano nemmeno i fenomeni elettrici che si manifestano nelle superficie di sezione (cfr. MORGAN e DIMON '04).

La causa dell'accrescimento rigenerativo specifico deve essere cercata dunque nell'eliminazione prodotta dalla ferita delle normali inibizioni che le parti che costituiscono una delle superficie di sezione esercitavano prima sulle parti che ora costituiscono l' altra superficie di sezione.

Ciò secondo me riesce comprensibile perfettamente mediante il seguente ordine di idee:

Poichè il carattere proprio degli organismi è quello dell'essere essi costituiti da numerose differenziazioni localizzate, ogni loro parte sarà circondata da un sistema chimico a proprietà vettoriali, tale cioè che nelle diverse direzioni presenta caratteri diversi.

D'altra parte tutte le esperienze che hanno condotto alla conoscenza dei sistemi armonici equipotenziali, e specialmente le espe-

---

è da notare inoltre che essa non dà ragione della specificità ed inoltre contraddice alle esperienze che hanno provato che l'aumento delle correnti nutritive è effetto e non causa dell'accrescimento rigenerativo (cfr. DRIESCH '09 p. 8).

rienze che dimostrano la totipotenza dei blastemi rigenerativi originantisi da emisezioni, provano che normalmente, nei limiti del suo potere prospettico, ogni cellula dell' organismo è totipotente (cfr. Driesch '**09** p. 7, 17-8 e P. Della Valle '**13** p. 145-149).

Ciò significa che ogni parte dell' organismo, supposta isolata ed in condizione di potere ulteriormente vivere ed accrescersi, tenderebbe a raggiungere il suo proprio equilibrio, circondandosi nelle diverse direzioni delle diverse differenziazioni che sono caratteristiche di quel dato organismo [1]).

La totipotenza rigenerativa delle cellule della superficie di sezione dimostra che tale equilibrio chimico vettoriale non può essere considerato del tipo di una dissociazione di una data combinazione nei suoi varii componenti (dissociazione del K e i m p l a s m a nella terminologia biologica), ma come varie possibili combinazioni di un radicale con gli elementi offerti dal mondo esterno [2]).

Naturalmente però l'esplicazione completa dell'insieme di tutte le differenziazioni, potrà verificarsi solo quando l'ambiente esterno sia uniforme e quindi non alteri o non inibisca tale risultato in una direzione od in un'altra con uno di quei meccanismi che ora esamineremo.

Però, se varii di questi sistemi chimici vettoriali invece di trovarsi isolati, vengono a trovarsi a contatto, nel caso che le diverse differenziazioni siano egualmente orientate, evidentemente finiranno per formare un solo sistema complessivo, giacchè le differenziazioni opposte che vengono a trovarsi in mutuo contatto, invece che in relazione con l'ambiente esterno che era condizione della loro proporzione quantitativa nel sistema, verranno notevolmente ridotte o addirittura scompariranno, pur rimanendo sempre realizzabili appena venga a scomparire tale rapporto.

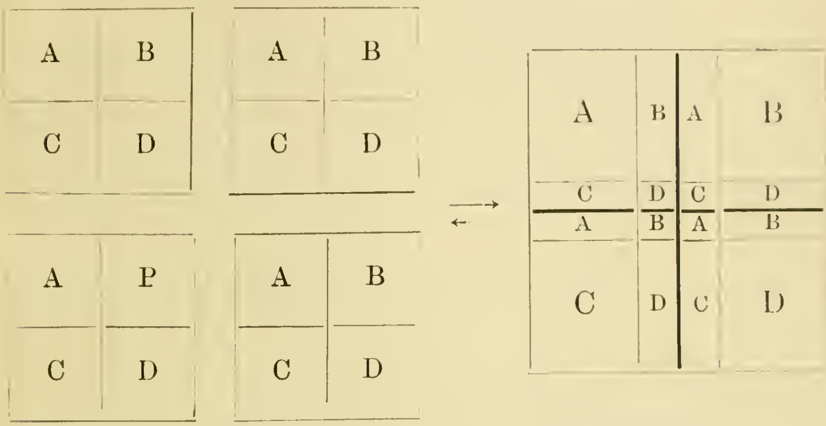
Tale caso, di importanza fondamentale, perchè è quello che spiega il significato del comportamento dei blastomeri totipotenti,

---

[1]) Questo naturalmente vale non tenendo conto dei casi in cui la parte, anche isolata, conserva ancora, nonostante ciò la differenziazione che era caratteristica della sua posizione nell' organismo primitivo, fatto da cui dipendono le inversioni spontanee di polarità e le superrigenerazioni che seguono la legge di Bateson (cfr. P. Della Valle '**13**).

[2]) Non vi é bisogno di far notare come questo appunto é il significato obbiettivo delle due teorie opposte della preformazione e dell'epigenesi.

della fusione delle uova che danno origine ad un solo organismo, ed in generale rende concepibile senza presupposti vitalistici la natura di tutti i sistemi armonici equipotenziali, può essere schematizzato in un piano nel modo seguente [1]) che non richiede ulteriori spiegazioni. Questo schema è analogamente applicabile anche nello spazio per un numero qualunque di differenziazioni vettoriali e di elementi e vale sia per una direzione che per la direzione opposta, come ogni reazione reversibile.



La totipotenza delle parti di un sistema armonico equipotenziale sottratte all'inibizione delle parti prossime, viene a corrispondere a ciò che CHILD (**'11**[5]) ha chiamato i s o l a m e n t o f i s i o l o g i c o d e l l e p a r t i ed è evidentemente ciò che si verifica nel caso della moltiplicazione agama, dell'origine delle gemme, delle spore, delle cellule genetiche capaci di sviluppo autonomo e di quelle che richiedono per iniziare la serie delle ulteriori trasformazioni uno stimolo esterno come nel caso della fecondazione o della partenogenesi sperimentale.

Possiamo dunque affermare con grande verosimiglianza che il mutuo contatto fra le varie parti totipotenti di un organismo è quello che mentre in esse inibisce lo sviluppo di tutte le altre differenziazioni, vi permette invece il raggiungimento del massimo possibile di percentuale di quella differenziazione che nell'insieme complessivo corrisponde a quella determinata posizione.

---

[1]) Cfr. spec. HERLITZKA **'96** p. 651 fig. 5, che si è posto il problema per il caso dei blastomeri totipotenti.—V. anche per tale caso LOEB **'99**, DRIESCH **'01** e **'09** p. 19 etc.

Sono quindi i rapporti immediati quelli che sintetizzano gli individui in organismo, analogamente a quanto si verifica nel mondo sociale in cui gli individui, potenzialmente totipotenti, vengono differenziati dai rapporti immediati, mediante una inibizione di tutte le altre attitudini tranne che di una che corrisponde alla differenziazione necessaria all'equilibrio sociale in quella determinata posizione funzionale (Holmes, Child).

Invece, nel caso in cui vengano a contatto due o più di tali entità biologiche, ma con diversa orientazione delle loro differenziazioni vettoriali, parimenti si osserverà inibizione delle parti corrispondenti alla zona di contatto, più o meno perfetta secondo i casi, ma il risultato non sarà più un tutto complessivo con caratteri eguali ai singoli componenti, ma una duplicità più o meno imperfetta. Questo appunto si verifica nei casi precedentemente citati (cfr. p. 290) delle duplicità da fusioni di uova, di contatti di embrioni o di accrescimenti di doppie rigenerazioni inverse.

Quale sia il meccanismo di azione di questa mutua inibizione da contatto non è possibile dire allo stato attuale, ma certo, così come le duplicità mostruose ci indicano che la sintesi normale dei singoli blastomeri non ha nulla di finalistico, così le frequenti mancanze di inibizione nel caso di cicatrizzazioni di parti innestate con inversione di polarità, e viceversa le inibizioni da contatto con un blastomero morto o con un corpo solido nella *Campanularia*, ci indicano che tali inibizioni non hanno nemmeno nulla di vitalistico.

Loeb ('00) per quest'ultimo caso ha pensato ad un'azione enzimatica, ma forse, come ho accennato, è più logico pensare a modificazioni locali dell'ambiente esterno, giacchè questo certo deve avere sempre importanza massima per il determinismo dell' equilibrio quantitativo delle diverse differenziazioni in questi sistemi chimici vettoriali.

Per persuadersene basta pensare a ciò che si verifica in casi analoghi nei sistemi inorganici che presentano una determinata forma per un equilibrio mobile di cui l'ambiente esterno è uno dei costituenti, così come gli organismi. Infatti nel caso della fiamma, che costituisce anche dal punto di vista morfologico una delle migliori analogie inorganiche degli organismi [1]), se due individui

[1]) Fino dal 1685, il fondatore dell'indirizzo scientifico della moderna biologia, il grande napoletano G. A. Borelli scriveva: (p. 286) « animalis compo-

progressivamente si avvicinano, verranno sempre più a impedirsi mutuamente l'ossidazione nella direzione nella quale si guardano, onde prima scomparirà la zona esterna delle due fiamme e poi le parti sempre meno periferiche, fino a che di due fiamme non se ne sarà fatta una sola, sempre però capace di sdoppiarsi di nuovo per una inversione del fenomeno ora analizzato. Tale mutua inibizione delle parti prossime si verificherà tanto nel caso in cui le due fiamme siano disposte parallelamente quanto nel caso che esse formino fra di loro un angolo qualunque.

È necessario però notare che non sono soltanto i rapporti immediati con altre parti del mondo e s t e r n o quelli da cui può dipendere la mancanza di accrescimento rigenerativo da una determinata parte dell'organismo.

Specialmente grande, e spesso invincibile è frequentemente la resistenza offerta dalla differenziazione caratteristica di una determinata parte dell'organismo allo sviluppo delle altre differenziazioni che nelle condizioni precedenti erano quasi perfettamente inibite. Ciò si verifica o nella forma di riduzione quantitativa dell'accrescimento rigenerativo fino alla completa assenza (come si osserva nel comportamento della rigenerazione quasi costantemente diverso ai diversi livelli dell'organismo), o nella incapacità di quella determinata parte a rigenerare null'altro che se stessa come nei fenomeni che sono la base delle i n v e r s i o n i d i p o l a r i t à e della legge di Bateson per le iperrigenerazioni (cfr. P. Della Valle '13) e che certo hanno tanta parte nella stessa s p e c i f i c i t à rigenerativa da progressiva limitazione del valore prospettico.

Poichè però l'accrescimento rigenerativo è anch'esso un accrescimento, si comprende che esso potrà verificarsi soltanto quando il metabolismo della parte che si considera basti non solo a sopperire alle normali perdite cataboliche, ma anche ad una maggiore richiesta. Quindi ogni fattore che abbia per effetto una diminuzione di tale metabolismo produrrà inibizione più o meno notevole e permanente dell'accrescimento rigenerativo che si sarebbe

---

sitio non est similis aedificio inerti, et mortuo, aut operi musivo, in quo lapides dolati, et vario modo configurati debitis locis appositi, et glutinati fixe retineantur. Sed potius assimilatur flumini, vel flammae, vel militum legioni ambulanti cuius partes componentes, debito, et praeclaro ordine dispositae sunt; non tamen in quiete constitutae, sed continenter fluendo ».

altrimenti verificato. In tale modo molto probabilmente agiscono specialmente:

1° - Le varie resistenze passive dovute all'accumulo di materiali catabolici insufficientemenle eliminati che agiscono come veleni cronici e che sono certo la base dei fenomeni di invecchiamento.

2° - I veleni esterni che alterando il protoplasma ne abbassano il metabolismo, come è stato provato p. es. da CHILD **'11**[3] per le Planarie.

3° - L' abbassamento del metabolismo da insufficiente nutrizione, come può avvenire nel caso di parti incapaci di assumere direttamente materiali nutritivi dal mondo esterno o anche insufficientemente nutriti dal terreno da cui traggono sostentamento. Ciò si verifica tanto nel caso di blastomeri con poco vitello isolati quanto in quello di animali o piante insufficientemente nutriti o in quello di parti innestate imperfettamente o infine nel caso di parti ancora in relazione con l'organismo originario ma solo con un peduncolo insufficiente a nutrirle. 4° L'insufficiente metabolismo dipendente dalla mancanza del normale stimolo funzionale che sarebbe indispensabile per la vitalità della parte che si dovrebbe formare [1]).

Con uno dei modi sopra esposti è verosimile che si trasmettano quelle correlazioni a distanza citate a p. 291-2 per le quali un dato accrescimento restitutivo viene inibito dalla presenza o dall'assenza di un'altra parte dello stesso organismo. Diviene quindi comprensibile in questo modo come l'eliminazione di tali inibizioni lontane possa essere la causa delle restituzioni avventizie analogamente a quanto ora abbiamo visto che l'eliminazione delle inibizioni prossime è verosimilmente la causa dell'accrescimento rigenerativo propriamente detto.

Non vi è poi bisogno di dire che essendo necessariamente l'accrescimento rigenerativo un aumento di volume della parte, esso non si verificherà o verrà più o meno perfettamente inibito se ad esso vengono opposte resistenze meccaniche più o meno notevoli o dall'ambiente esterno o anche da salda cicatrizzazione dei tessuti superficiali che spesso sono soltanto modellati dall'accrescimento rigenerativo.

---

[1]) Da quest'insieme di cause probabilmente dipende molto il fenomeno che anche negli organismi a grandissimo potere rigenerativo il prodotto della rigenerazione non suole raggiungere perfettamente le condizioni preesistenti.

Un'analisi completa di tutte queste singole possibili cause di inibizione dell'accrescimento rigenerativo da una superficie di sezione (che forse non sono nemmeno le sole) porterebbe troppo lontano e sarebbe qui fuori posto, onde ci limiteremo ad applicare ciò che ora abbiamo detto in generale all'interpretazione dei risultati sperimentali esposti nel presente lavoro.

La perfetta capacità di rigenerazione del capo al livello al quale fu praticata l'amputazione nel materiale da me adoperato (nel caso che non si facesse avvenire la cicatrizzazione della superficie di sezione), basta ad escludere completamente l'ipotesi che la mancanza di rigenerazione dipenda da eccessiva differenziazione dei tessuti, che invece vale probabilmente per l'interpretazione dei casi di spontanea assenza di rigenerazione del capo in molte Turbellarie, precedentemente riferiti.

Per la stessa ragione sono da escludere pure nel nostro caso l'ipotesi della incapacità di rigenerazione da abbassamento del metabolismo per vecchiaia, veleni esterni ed insufficienza di materiali nutritivi, che pure proprio per le Planarie CHILD ha dimostrato essere fattori capaci di ostacolare o impedire la rigenerazione normale.

Restano quindi da considerare le seguenti cause per l'assenza di rigenerazione constatata:

I. - Che tale rigenerazione non avvenga per mancanza di stimoli funzionali sulla superficie di sezione, onde il suo metabolismo si trova abbassato.

II. - Che la rigenerazione manchi per la resistenza meccanica opposta dalla cicatrizzazione avvenuta.

III. - Che la superficie di sezione rivolta rostralmente non rigeneri il capo perchè si trova in condizioni diverse dal resto del corpo, cioè in contatto con un'altra superficie simile e non con l'ambiente esterno, onde il suo normale sviluppo viene inibito.

L'importanza dello stimolo funzionale esterno per la normale vitalità delle parti è nota. Nell'accrescimento, sia ontogenetico che rigenerativo ha valore minore che non per la vitalità delle parti funzionanti, ma è innegabile che, sia per l'intensità [1]) sia per la na-

[1]) Probabilmente questa è l'interpretazione della intensità di rigenerazione maggiore in acqua di mare diluita anzichè in acqua di mare normale constatata da STEINMANN (**'08** p. 540-1) per *Procerodes* analogamente a quanto LOEB. (**'91** p. 54) ed in seguito altri, avevano già constatato per la rigenerazione degli idranti in *Tubularia*.

tura del metabolismo delle parti che debbono dare origine all'accrescimento rigenerativo, e per il blastema così prodotto che si va differenziando, non può essere mai del tutto indifferente una condizione funzionale od un'altra. CHILD (cfr. spec. **06**[2]) addirittura vorrebbe ridurre tutto a questo fattore anche dal punto di vista qualitativo, dimenticando tutte le complicatissime differenziazioni che si sviluppano e si rigenerano indipendentemente dalla funzionalità delle parti; ma è d'altra parte sicuro che dal punto di vista quantitativo l'intensità del metabolismo, specialmente in alcuni casi deve essere molto minore per una parte non funzionante anzichè per una che funziona attivamente. E questo credo proprio con LILLIE ('**01** p. 133) che debba essere il caso per il blastema che sorge da una superficie di sezione diretta rostralmente in una Planaria, secondo che essa nei continui movimenti riceve gli stimoli continui dell'acqua e delle parti contro cui urta, ovvero invece rimane immobile ripiegata su se stessa.

Forse non è nemmeno indifferente per l'intensità degli stimoli che possono giungere ai tessuti sottoposti, il fatto che nel caso della nostra esperienza si ha da fare con una cicatrice fra due coppie di epitelii omonimi anzichè tra un epitelio dorsale ed uno ventrale, onde non è inverosimile una maggiore impermeabilità agli stimoli funzionali esterni [1]).

Ma i fenomeni di rigenerazione che spesso susseguono anche dopo cicatrizzazioni apparentemente perfette, specialmente in seguito ad innesti inversi, provano che questo ora esaminato è solamente uno dei fattori e molto probabilmente non il più importante (cfr. anche MORGAN '**07** p. 234). Non è escluso infatti nel nostro caso che la mancanza di movimenti sia effetto e non causa della cicatrizzazione della ferita.

La possibile influenza di una cicatrizzazione perfetta nell'inibire un possibile accrescimento rigenerativo ha però importanza specialmente perchè ci deve sempre rendere cauti in ogni affermazione di incapacità di rigenerazione di un determinato organo o di un determinato organismo. Fino a che infatti ripetute e svariate esperienze non abbiano dimostrato caso per caso la assoluta

---

[1]) Non è forse fuori luogo ricordare qui la nota constatazione della frequente prima origine di carcinomi (cioè di accrescimenti ipernormali molto simili al blastema rigenerativo iniziale) proprio da regioni dove reciprocamente si limitano epitelii di carattere diverso.

incapacità rigenerativa, anche cercando di rendere più difficile la cicatrizzazione ed aumentando l'intensità degli stimoli provenienti dalla superficie di sezione, non si potrà mai essere sicuri che quella determinata parte sia proprio incapace di rigenerare o non invece piuttosto che la chiusura della ferita e la precoce differenziazione della cicatrice elimini ogni stimolo ad accrescimento rigenerativo [1]) o gli stimoli che le pervengono giungano ad essere sufficientemente intensi [2]).

Nè è forse extrapolazione azzardata affermare che con stimoli adeguati sufficientemente intensi ogni parte isolata di ogni organismo, possa divenire capace di riprodursi o di completarsi.

Anche minore sembra essere nel nostro caso l'importanza della resistenza meccanica all'accrescimento da parte della cicatrice formatasi.

Certo nel nostro caso la cicatrice è di estensione solo metà di quella che si verifica nel caso della semplice decapitazione ed avviene, come abbiamo detto, fra epitelii omonimi anzichè fra epitelio dorsale e ventrale e può quindi raggiungere più rapidamente una saldezza molto maggiore di quanto avvenga nell'altro caso in cui l'epitelizzazione della ferita, come sempre avviene precede la rigenerazione ma non la ostacola punto (MORGAN, DRIESCH).

Ma le numerose rigenerazioni che susseguono a cicatrizzazioni spesso apparentemente perfette di pezzi di organismi innestati, specialmente nei casi in cui ciò fu praticato con opposizione di polarità [3]), provano che è sempre più prudente considerare la perfetta differenziazione delle cicatrice come un effetto anzichè come una causa dell'assenza di rigenerazione, benchè certo sempre essa rappresenti una resistenza passiva più o meno notevole che l'accrescimento rigenerativo deve vincere.

L'ultima via di spiegazione che ci resta è quindi proprio quella che abbiamo visto a p. 298-9 essere la causa fondamentale

---

[1]) Cfr. anche CHILD '**06**' p. 412.

[2]) Impressionante in questo senso è l'aumento di capacità rigenerativa di *Tubularia* e *Procerodes* in acqua di mare diluita (cfr. anche p. 303) sia per fenomeni di turgescenza (LOEB), sia per fenomeni osmotici come più semplicisticamente sostiene STEINMANN ('**08** p. 512). Non è forse fuori luogo ricordare a questo proposito che in media gli animali d'acqua dolce presentano la capacità massima di rigenerazione.

[3]) Cfr. p. 290 nota.

della sintesi degli elementi nell'organismo superiore e delle inibizioni mutue da contatto anche fuori della rigenerazione.

Questa interpretazione nel nostro caso è perfettamente logica, per l'intimo contatto che si viene a determinare mediante l'operazione tra una metà e l'altra della superficie di sezione rivolta rostralmente, che vengono così mutuamente ad impedirsi i rapporti col mondo esterno mediante i quali soltanto è possibile riottenere la gradazione di differenziazioni che è la causa della forma normale.

Conchiudendo questo studio è opportuno notare come la conoscenza sempre più profonda delle cause che sono capaci di inibire la restituzione della forma normale, costituisce uno dei presupposti necessarii di quella parte della biologia che osa proporsi il dominio dei fenomeni vitali, analogamente al dominio delle altre forze della natura, ciò che già Spallanzani con occhio di genio aveva intravisto come possibile meta lontana.

Dall'Istituto di Anatomia comparata della R. Università di Napoli.

Bibliografia

1901. Bardeen Ch. R. — On the physiology of the *Planaria maculata*, with especial reference to the phenomena of regeneration: *Amer. Journ. Phys. Vol. 5, p. 1, 33 fig.*

1903. — — Factors in Heteromorphosis in Planarians: *Arch. Entw. Mech. 16 Bd. p. 1, 18 fig.*

1685. Borelli, J. A. — De Motu Animalium: *Lugduni Batav. Gaesbeck, Boute, De Vivie, van der Aa, 2 Vol. 365 pp. 18 Tab.*

1906. Braus, H.—Vordere Extremität und Operculum bei *Bombinator*. larven: *Morph. Jahrb. 35 Bd. p. 509, Taf. 15-17, 6 fig.*

1785. Cavolini, F. — Memorie per servire alla storia dei polipi marini. *Napoli, 279 pp. 9 Tav.* Vedi anche: Opere di F. Cavolini. — *Ristampa a cura della Soc. Natur. Napoli, 528 pp. 33 Tav.*

1903. Child, C. M. – Form regulation in *Cerianthus*—II The effect of Position, Size and other Factors upon Regeneration: *Biol. Bull. Vol. 5, p. 304; Vol. 6, p. 1, 9 fig.*

1904[1]. — — Studies on regulation.—IV. Some experimental modifications of form-regulation in *Leptoplana*: *Journ. Exper. Z. Vol. 1, p. 95, 53 fig.*

1904[2]. — — Studies on regulation.—V. The relation between the centroal nervus system and regeneration in *Leptoplana*: posterior regeneration: *Journ. Exper. Z. Vol. 1, p. 463, 47 fig.*

1905. — — Studies on regulation.—VI. The relation bettween the central nervous system and regulation in *Leptoplana*—anterior and lateral regeneration: *Journ. Exper. Z. Vol. 1, p. 513, 64 fig.*

1906.[1] — — Contribution toward a theory of regulation.—1. The significance of the different methods of regulation in Turbellaria: *Arch. Entw. Mech. 20 Bd. p. 380, 65 fig.*

1906.[2] — — The relation between functional regulation and form-regulation: *Journ. Exper. Z. Vol 3, p. 559.*

1911.[1] — — Experimental control of morphogenesis in the regulation of *Planaria*: *Biol. Bull. Vol. 20, p. 309, 37 fig.*

1911.[2] — — Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction.—I The axial gradient in *Planaria dorotocephala* as a limiting factor in regulation: *Journ. Exper. Z. Vol. 10, p. 265, 41 fig.*

1911.[3] — — Studies on regulation.—II. Physiological dominance of anterior over posterior regions in the regulation of *Planaria dorotocephala*: *Journ. Exper. Z. Vol. 11, p. 187, 21 fig.*

1911.[4] Child, C M.—Studies on the dynamics ec.—III. The formation of new.zoöids in *Planaria* and other Forms: *Journ. Exper Z. Vol. 11, p. 221, 36 fig.*

1911.[5] — — Die physiologische Isolation von Theilen des Organismus als auslösungsfactor der Bildung neuer Lebewesen und der Restitution : *Leipzig, Engelmann, 157 pp. 24 fig.*

1911. — — Mc Kie, E. V. — The central nervous system in teratophtalmic and teratomorphic forms of *Planaria dorotoceptala*: *Biol. Bull. Vol. 22, p. 39, 31 fig.*

1814. Dalyell, J G. — Observations on some Interesting Phaenomena in animal Physiology exhibited by several species of *Planariae*: *Edinburgh, 150 pp. 1 Plt.*

1913. Della Valle, P. — Studii sui rapporti fra differenziazione e rigenerazione.—1. La doppia rigenerazione inversa nelle fratture delle Zampe di *Triton*: *Boll. Soc. Nat. Napoli, Vol. 25, p. 95, Tav. 2.*

1901. Driesch, H.—Die organischen Regulationen: Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens: *Leipzig, Engelmann, 228 pp. 1 fig.*

1909. — — Der Restitutionsreiz: *Leipzig, Engelmann, 24 pp.*

1911. Dürken, B. — Ueber frühzeitige Extirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch : *Zeit. Wiss. Z. 99 Bd. p. 189, Taf. 10-16, 18 fig.*

1909. Ellis, M. M — The relation of the amount of tail regenerated to the amount amowed in tadpoles in *Rana clamitans*: *Journ. Exper Z. Vol. 7, p. 421, 3 fig.*

1905. Godlewsky, E. — Versuche über den Einfluss des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche: *Bull. Int. Acad. Sc. Cracovie 1904, p. 492, Plc. 13.*

1898. Harrison, R. G. — The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva, studied with the Aid of Born's method of Grafting: *Arch. Entw. Mech. 7 Bd. p. 430, Taf. 10-11, 21 fig.*

1902. Hefferan, M. — Experiments in Grafting *Hydra* : *Arch. Entw. Mech. 13 Bd. p. 565, Taf. 23-25, 2 fig.*

1895. Herbst, K.—Experimentellen Unterschungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammenseztung des umgebenden Mediums auf die Entwickelung der Thiere.-V.: *Arch. Entw. Mech. 2 Bd. p. 482.*

1896. Herlitzka, A. — Sullo sviluppo di embrioni completi da blastomeri isolati di uova di Tritone (*Molge cristata*) : *Arch. Entw. Mech. 4 Bd. p. 624, Taf. 27, 5 fig..*

1897. Joest, E. — Transplantationsversuche an Lumbriciden : *Arch. Entw. Mech. 5 Bd. p. 419, Taf. 6-7, 18 fig.*

1900. K i n g, H. D. — Further Studies on Regeneration in *Asterias vulgaris*: *Arch. Entw. Mech. 9 Bd. p. 724, 19 fig.*

1901. — — Observations and Experiments on Regeneration in *Hydra viridis*: *Arch. Entw. Mech. 13 Bd. p. 135, 31 fig.*

1912. K u r z, O. — Die beinbildenden Potenzen entwickelter Tritonen: *Arch. Entw. Mech. 31 Bd. p. 588. Taf. 22, 3 fig.*

9021. L a n g, P. — Ueber Regeneration bei Planarien: *Arch. Mikr. Anat. 79 Bd. p. 361, Taf. 20-21, 2 fig*

1901. L i l l i e, F. R. — Notes on Regeneration and Regulation in Planarians: *Amer Journ. Phys. Vol. 6. p. 129.*

1891. L o e b, J. — Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere: *Würzburg, Hertz. 82 p. 2 Taf. 9 fig.*

1894. — — Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer: *Arch. Ges. Phys. 56 Bd. p. 247, 4 fig.*

1899. — — Ueber die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula: *Arch. Entw. Mech. 7 Bd. p. 363, 4 fig.*

1900. — — On the Transformations and Regeneration of Organs: *Amer. Journ. Phys. Vol. 4, p. 60, 5 fig.*

1900. M o n t i, R. — La rigenerazione nelle Planarie marine: *Mem. Ist. Lomb. Vol 19, 16 pp. 1 Tav.*

1912. M o r e t t i, G. — Sulla trasposizione delle varie parti del corpo nella *Planaria torva* (MÜLLER): *Arch. Ital. Anat. Embr. Vol. 10, p. 437 Tav. 25-28*

1905. M o r g a n, L — Incomplete anterior regeneration in the absence of the brain in *Leptoplana littoralis*: *Biol. Bull. Vol. 9. p. 187. 2 fig.*

1906. — — Regeneration of grafted pieces of Planarians: *Journ. Exper. Z. Vol. 3, p. 269, 17 fig.*

1895. M o r g a n, T. H. — A study of metamerism: *Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol 37, p. 395, Pll. 40-43.*

1898. — — Experimental Studies of the Regeneration of *Planaria maculata*: *Arch. Entw. Mech. 7 Bd. p. 364, 11 fig.*

1900. — — Regeneration in *Bipalium*: *Arch. Entw. Mech. 9 Bd. p. 563, 16 fig.*

1904[1]. — — Notes on Regeneration: *Biol. Bull. Vol. 6. p. 159, 4 fig.*

1904[2]. — — Regeneration of heteromorphic tails in posterior pieces of *Planaria simplicissima*: *Journ. Exper. Z. Vol. 1, p. 385, 20 fig.*

1905. — — P o l a r i t y considered as a phenomenon of gradation of materials: *Journ. Exper. Z. Vol. 2, p. 495*

1907. — — Regeneration 2. Ed. Trad. MOSZKOWSKY: *Leipzig, Engelmann 437 pp. 77 fig.*

1908. — — Experiments in Grafting: *Amer. Natural. Vol 42, p. 1.*

1904. M o r g a n, T. H. — D i m o n, A. C. — An examination of the problems of physiological p o l a r i t y and of electrical polarity in the Earthworm: *Journ. Exper. Z. Vol. 1, p. 331.*

1900. P a r k e r, G. N. — B u r n e t t, J. L. — The reactions of Planarians with and without eyes, to light: *Amer. Journ. Phys. Vol. 4, p. 373*, 4 *fig.*

1897. P e e b l e s, F. — Experimental Studies on *Hydra*: *Arch. Entw. Mech. 5 Bd. p. 794, 34 fig.*

1900. — — Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa: *Arch. Entw. Mech. 10 Bd. p. 435, 82 fig.*

1909. P r z i b r a m, H. — Experimental Zoologie, 2 Bd. Regeneration: *Leipzig u. Wien, Deuticke, 338 p., 16 Taf.*

1903. R e e d, M. A. — The regeneration of a whole Foot from the cut end of a Leg containing only the Tibia: *Arch. Entw. Mech. 17 Bd. p. 150, 3 fig.*

1893. R o u x, W. — Ueber die Specification der Furchungszellen und über die Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge: *Biol. Centralb. 13 Bd. p. 612, 3 fig.*

1902. S c h u l z, E. — Aus der Gebiete der Regeneration—2. Ueber die Regeneration bei Turbellarien: *Zeit. Wiss. Z. 72 Bd. p. 1, Taf. 1-2.*

1907. S c h w a l b e, E. — Die Morphologie der Missbildungen—II Teil. Die Doppelmissbildungen: *Jena, Fischer, 410 pp. 2 Taf. 394 fig.*

1768. S p a l l a n z a n i, L. — Prodromo di un' opera da imprimersi sulle rigenerazioni animali: *Modena, G. Montanari, 102 pp.*

1908. S t e i n m a n n, P. — Untersuchungen über das Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen: *Arch. Entw. Mech. 25 Bd. p. 523, Taf. 22, 4 fig.*

1910. — — Der Einfluss des Ganzen auf die Regeneration der Teile: *Festschrift R. Hertwig. 3 Bd. p. 29, 15 fig.*

1905. S t e v e n s, N. M. — Regeneration in *Polychoerus caudatus* Part 1 Observations on living material: *Journ. Exper. Z. Vol. 2, p.* 335, *2 Taf. 21 fig.*

1907. S t o c k a r d, Ch. R. — The Artificial Production of a Single Median Cyclopean Eye in the Fish Embryo by Means of Sea Wather Solutions of Magnesium Clorid: *Arch. Entw. Mech. 23 Bd. p. 249, 8 fig.*

1906[1]. T o r n i e r, G. — Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration. Teil. 4: *Sitzungsb. Ges. Nat. Freunde, Berlin, 1906, p. 61.*

1906.[2] — — Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration: *Arch. Entw. Mech. 22 Bd. p. 348, 23 fig.*

1895. V a n D u y n e, J. — Ueber Heteromorphose bei Planarien: *Arch. Ges. Physiol. 64 Bd., p. 569, Taf. 10, 11 fig.*

1901. W e n d e l s t a d t, H. — Ueber Knochenregeneration Experimentelle Studie: *Arch. Mikr. Anat. 57 Bd. p. 799, Taf. 43-45.*

1895, W e t z e l, G. — Transplantationsversuche mit *Hydra: Arch Mikr. Anat. 45 Bd. p. 273, Taf. 18.*

1909. W i l h e l m i, J. — Tricladen: *Fauna und Flora Golf Neapel, 32 Monogr. 405 pp. 16 Taf. 80 fig.*

1863. W y m a n, J. — Account of some experiments on Planaria, showing their Power of repairing Injuries: *Proc. Boston Soc. N. H. Vol. 9, p. 157.*

Ricevuto il 9 Dicembre 1913 Finito di stampare il 18 Marzo 1914.

Modificazioni riscontrate in esemplari di *Bombyx mori* derivanti da genitori sui quali si è agito con diversi fattori chimici.

(Sviluppo — caratteri somatici — fecondità).

di

F. Cavazza

Sommario

I. Introduzione e metodo.

Credo superfluo richiamare il metodo seguito nelle esperienze del 1912 ed i risultati da esse ottenuti, visto che furono per esteso pubblicati in una prima memoria (**4**). Basti dire che gli agenti somministrati alle larve furono i seguenti: potassa caustica, soda caustica, acido cloridrico, acido acetico, solfato rameico, solfato ferroso, cloruro ferroso e cloruro cobaltoso, e che vennero somministrati in dose massima colla foglia nutrice normale. Per l'ossigeno feci vivere le larve e le crisalidi in un ambiente sopraccarico di questo gas.

Nel mio lavoro succitato dopo avere esposti e discussi tutti i numerosi fatti osservati, dicevo che per completare le ricerche che, nella primavera 1912, mi ero prefisse, rimaneva ancora da osservare quale fosse « l'azione degli agenti ingeriti o respirati dai genitori; 1.° sullo sviluppo e sui caratteri somatici degli esemplari della seconda generazione; 2.° sul sesso di questi esemplari ».

Gli allevamenti dell' estate 1913 mi diedero modo di fare osservazioni tali che posso rispondere a questi due punti. Esposi già in un lavoro separato le constatazioni fatte l'estate scorsa intorno all'azione degli agenti sperimentati nel 1912, sul sesso delle uova deposte (**5**).

Ora esporrò invece i fatti osservati nel ricercare l'azione che i diversi fattori hanno sullo sviluppo e sui caratteri somatici degli esemplari della seconda generazione, quando questi esemplari vengano normalmente cibati e allevati.

Moltissimi furono gli autori che studiarono il valore della nutrizione e della respirazione come agenti produttori di variazioni somatiche e biologiche negli insetti, ma minore fu il numero di coloro che, dopo osservate le variazioni prodotte da un dato agente nell'individuo sul quale ha agito, sono andati a ricercare quale valore abbiano i caratteri osservati per l'eredità, e quale legame esista fra le modificazioni prodotte nei genitori e quelle che si possono riscontrare nelle seconde generazioni.

Il Berg (**2**) e la Tichomirowa (**11-12**) studiarono, ad esempio, le modificazioni che si osservano in bachi da seta normalmente allevati, figli di bachi cibati con *Scorzonera hispanica*; e il Pictet (**9-10**) osservò le variazioni che si riscontrano nei figli di larve di diversi lepidotteri, cibate con differenti foglie.

E non cito altri ricercatori. Per ora i risultati non sono tali da renderci possibile una conclusione; anzi in parecchi casi gli stessi fatti appaiono veramente discordanti.

Nelle ricerche del Berg e della Tichomirowa si vede che le modificazioni osservate negli esemplari figli non sono sempre dello stesso tipo che quelle prodotte sui genitori dalla *Scorzonera hispanica*, anzi per alcuni caratteri si osserva che essi sono modificati in senso opposto che nei genitori. Ma ripeto che le osservazioni fatte da diversi autori sono ben lungi dal concordare.

Nondimeno i fatti che più di sovente si sono avverati nelle ricerche più scrupolose sono quelli che espongo colle parole chiare e concise del Pictet.

1.º—« In certi casi l'abitudine ad un agente esterno (cibo) diverso dal normale, il quale ha prodotto nelle prime generazioni una variazione, tende dopo alcune generazioni a far tornare gli esemplari al tipo primitivo ».

2.º—« In altri casi le variazioni prodotte dall'alimentazione aumentano d'intensità ad ogni generazione ».

3.º—« Qualche volta il carattere acquisito. . . giunge perfino a mantenersi per eredità (in certo grado) nella generazione normalmente cibata ».

4.º—« Il ritorno alla nutrizione primitiva (e il perdurare di tale nutrizione) fa sempre sparire i caratteri acquisiti ».

Non entrerò certo in discusione sulla importanza di questi fatti, le cause dei quali sono oltremodo difficili a rintracciare interessando esse tanti e diversi problemi della biologia; accennerò solamente ad alcuni dei tanti problemi.

Prima di tutto si pone la questione della trasmissibilità di caratteri a pena acquisiti. Questa ereditarietà è essa reale o apparente? Deriva essa da una vera tendenza a mantenere, attraverso le generazioni, i caratteri acquisiti, o pure è essa apparente derivando i caratteri modificati dei figli, solamente dalle condizioni fisiologicamente anormali (spesso patologiche) in cui è stato formato o fecondato l'uovo?

Le differenze di fecondità prodotte dai diversi agenti da me sperimentati ed esposte nei succitati lavori, dimostrano come la funzione riproduttrice sia stata modificata dai diversi fattori. Ma l'azione che gli agenti hanno avuta, o direttamente o indirettamente, sugli organi della riproduzione, fu essa solo uno stimolo all'aumento o alla diminuzione delle funzioni normali, o pure modificò essa intimamente la funzione di questi organi?

E se ciò fosse è a tale azione degli agenti che si dovranno attribuire le modificazioni che si osservano nello sviluppo, nella metamorfosi e nei caratteri somatici dei figli? Quanto dissi nel mio lavoro sulla fecondità degli esemplari di 1.ª generazione e sulla determinazione del sesso delle uova da essi prodotte (**5**) ci dimostra che l'azione avuta dagli agenti sugli organi sessuali, non produsse solamente una diversa fecondità, ma che ebbe un'azione sul-

l'intima costituzione delle cellule sessuali, tale da far produrre piuttosto maschi che femmine.

Ma quale legame esiste fra questo ultimo fatto e la trasmissibilità dei caratteri prodotti da una specialissima e temporanea azione dell'ambiente?

Non son certo alcuni fatti che potranno rischiarare tanti e così complessi problemi; i quali debbono venire studiati e seguiti per tante diverse vie e in tanti diversi rami delle scienze biologiche.

Ho esposte alcune delle principali questioni a cui si collegano i pochi fatti che sto per esporre, solo per dimostrare l'importanza del problema e per spiegare le ragioni che mi spinsero alla ricerca.

Conclusioni si potranno fare solo quando i fatti saranno molti, raccolti in tanti campi della biologia, con diversi metodi e su molti esseri viventi. Per ora basta raccogliere i fatti tanto grandi quanto piccoli e ordinarli in modo logico così che da essi possa un giorno uscire un po' di luce.

Delle uova deposte nel luglio 1912 dalle ♀ dei diversi gruppi. schiusero quelle dei genitori normali, ossigenati, cibati con aggiunta di potassa caustica, di soda caustica e di solfato ferroso; quelle dei gruppi acido cloridrico e cloruro cobaltoso non erano fecondate e quelle dei gruppi solfato rameico e cloruro ferroso rimasero infeconde non ostante che le madri fossero state accoppiate. Della infecondità delle uova di questi due ultimi gruppi discussi già in altro lavoro (**5**).

Le uova furono tenute durante tutto l'inverno e la primavera in ambiente normale (mai sotto i 6 cgr.), e il 22 aprile furono poste in incubatrice a 15 cgr. Questa temperatura fu poi gradualmente aumentata nei giorni successivi.

Tutti i bachi schiusi da queste uova vennero tenuti durante la vita larvale in una vasta bacheria bene arieggiata ed allevati secondo le regole dettate dai bachicultori. La foglia di gelso a loro somministrata era degli stessi alberi che quella somministrata alla 1ª generazione.

La temperatura fu in media assai più calda che nel 1912 e ciò in causa del calore insolito della seconda quindicina di maggio e della prima di giugno.

Ometto, per brevità, di pubblicare per esteso il giornale di ogni allevamento contentandomi di esporre i dati più importanti osservati nei diversi gruppi.

II. Raffronto dei fatti osservati nei diversi gruppi

1.—Modificazioni di peso durante la vita larvale

Pesai le larve di ogni gruppo 35 o 36 giorni dopo la loro nascita e cioè uno, due o tre giorni prima che esse giungessero a maturità. Le medie esposte nel seguente specchietto derivano dal peso di 40 larve per ogni gruppo.

Tabella I — Peso dei bachi

	Medio	Massimo	Minimo	Campo di variazione
Normali	gr. 3,927	5,47	2,63	2,84
Derivanti dal gruppo ossigeno	» 3,67	4,93	2,64	2,29
» » potassa	» 3,48	4,77	2,70	2,07
» » soda . .	» 3,51	4,61	2,67	1,94
» » solf. ferroso	» 3,305	4,11	2,40	1,71

Confrontando fra loro i pesi medii dei bachi di ciascun gruppo vediamo che tutti sono sempre inferiori al peso medio dei bachi figli di normali. Inoltre vediamo che le modificazioni sono di diverso grado in ogni gruppo. Se mettiamo in ordine di decrescenza i gruppi abbiamo l'ordinamento che segue: 1°) ossigeno, 2°) soda, 3°) potassa, 4°) solfato ferroso.

Osserviamo poi che la differenza fra il peso medio trovato nel gruppo soda e quello trovato nel gruppo potassa è quasi nulla.

Le modificazioni della larva prodotte dai quattro agenti (ossigeno, potassa, soda, solfato ferroso) che direttamente agivano su essa, furono (nelle esperienze del 1912) di diminuirne il peso medio e nel grado seguente: ossigeno di gr. 0,205, potassa di gr. 0,485, soda di gr. 0,695, solfato ferroso di gr. 1,35.

Confrontiamo ora a questa diminuzione di peso prodotta dai fattori direttamente agenti, quella diminuzione che invece si ve-

rifica nei loro figli normalmente cibati allo stesso momento dello sviluppo larvale. Il peso medio nel gruppo derivante da uova di genitori ossigenati è di gr. 0,257 inferiore a quello medio dei figli di normali. quello nel gruppo derivante da uova di genitori cibati con aggiunta di potassa, ne è inferiore di gr. 0,447, quello nel gruppo derivante da uova di genitori cibati con aggiunta di soda ne è inferiore di gr. 0,417 e quello del gruppo derivante da uova di genitori cibati con aggiunta di solfato ferroso è inferiore di gr. 0,622 al peso medio dei figli di normali.

Dal raffronto appare che i figli degli esemplari sui quali si è agito coi diversi fattori, presentano delle modificazioni nel peso massimo raggiunto dalle larve, omologhe a quelle modificazioni che osservammo nei genitori allo stesso momento di sviluppo larvale, ma che tali modificazioni sono in tre dei quattro gruppi (potassa, soda, solfato ferroso) di grado minore di quelle che furono osservate nei genitori stessi. La tendenza a ritornare al peso medio normale appare in questi tre gruppi tanto più forte quanto più forte era stato l' allontanamento dei genitori da tale peso normale.

Per quanto riguarda questo carattere (peso massimo raggiunto dalle larve) è quindi evidente che esso può, in certo grado, trasmettersi ai figli anche quando su di questi non operi il fattore che lo aveva fatto acquisire ai genitori.

2.—Modificazioni del ciclo evolutivo

Nella mia prima memoria (**4**) mi occupai per esteso delle diverse modificazioni di durata dei periodi larvale e ninfale e discussi pure intorno agli asserti di diversi autori; pertanto non rilevo neppure, parlando dei fatti che qui sotto verrò esponendo, quello che di essi potrebbe avere un valore per riconfermare quanto dissi.

Pongo qui i dati riferentisi alla durata dei periodi larvale e ninfale degli esemplari di seconda generazione dei quali ci stiamo occupando.

Tabella II — Durata dei periodi larvale e ninfale

	Periodo larvale	Periodo di ninfosi
Normali	giorni da 37 a 41	da 18 a 25
Derivanti dal gruppo ossigeno .	» 33 » 37	» 15 » 19
» » potassa. .	» 34 » 40	» 17 » 19
» » soda. . .	» 36 » 42	» 17 » 19
» » solf. ferroso	» 36 » 37	» 16 » 21

Questi dati dimostrano che la durata della vita larvale vario assai poco da gruppo a gruppo. Nondimeno si vede che in media la vita larvale fu un po' più breve della normale nei gruppi dei figli di ossigenati e di cibati con aggiunta di solfato ferroso. Nei due gruppi dei discendenti da esemplari cibati con aggiunta di alcali non si osserva una differenza apprezzabile.

Confrontiamo ora queste piccole differenze osservate colle modificazioni prodotte dagli agenti nella durata del periodo larvale dei genitori.

L'ossigeno aveva abbreviata la vita larvale in media di 3 giorni; la potassa e la soda l'avevano abbreviata in media di 2 giorni e il solfato ferroso l'aveva allungata in media di 2 giorni.

Ora troviamo che nei figli degli ossigenati la durata della vita larvale si mantiene, come nei genitori, sempre inferiore alla normale; che nei figli degli esemplari nutriti con aggiunta di alcali, la durata della vita larvale ritorna quasi simile alla normale, e che nei figli degli esemplari nutriti con aggiunta di solfato ferroso la durata della vita larvale diviene, contrariamente a quanto avvenne pei genitori, inferiore alla normale.

Nei primi tre casi vi è una leggera tendenza a presentare lo stesso tipo di modificazione che si era osservata nei genitori.

ma nel terzo caso invece si verifica che la modificazione è assolutamente *opposta* á quella osservata nei genitori.

Quest'ultimo fatto corrisponde ad alcuni osservati dal Pictet il quale dice che in certi casi (nelle seconde generazioni) « vi è *ritorno al tipo primitivo, talvolta anche oltrepassato in senso inverso* » (**9**).

Osservando ora la durata di ninfosi vediamo che nei figli di esemplari *ossigenati* essa appare in media assai più *breve* che nei normali e che pei discendenti da genitori cibati con aggiunta di *alcali* e di *solfato ferroso* appare pure più *breve* che nei normali.

Nei genitori sui quali i fattori direttamente avevano agito, avevo osservato che l'ossigeno ed i due alcali producevano un leggero *allungamento* della ninfosi e che il solfato ferroso invece non ne modificava affatto la durata normale.

Ora troviamo che nei figli derivanti dai primi tre gruppi la durata di ninfosi è modificata proprio *in senso inverso* a quello che era nei genitori. Pel gruppo poi del solfato ferroso vediamo che i figli presentano durata *inferiore* di ninfosi mentre i genitori l'avevano avuta al tutto normale.

Per la durata della ninfosi non troviamo dunque *mai la tendenza* a presentare *lo stesso tipo di modificazione* prodotta dall'agente nei genitori, ma il più delle volte si osserva invece una modificazione di *senso inverso*.

E il rapporto che corre fra la durata del periodo larvale e quella della ninfosi come è esso modificato?

Nel primo lavoro vedemmo quali siano gli 8 casi *possibili* di variazione di durata dei periodi larvale e ninfale in rapporto alla durata normale di essi stadi. Ora per rendere più chiara quanto sto per esporre ripeto tali 8 casi.

1º.	Larv.	—	Ninf.	+
2º.	»	+	»	—
3º.	»	=	»	—
4º.	»	—	»	=
5º.	»	+	»	=
6º.	»	=	»	+
7º.	»	+	»	+
8º.	»	—	»	—

Di questi casi potei, nelle esperienze del 1912, produrre, oltre che il 1° e 2°, anche il 4°, 5° e 7°. Aggiungevo poi che « sperimentando con agenti più numerosi e diversi sulle larve si potrà produrre anche il caso 8° in cui entrambi gli stadi vengono ridotti di tempo. Credo assai diversi invece i casi 3° e 6°....... che forse non si possono produrre agendo direttamente sulla larva ».

Ora nella seconda generazione normalmente cibata troviamo che tre gruppi presentano il caso 8° e che uno presenta il caso 3°. Nei tre gruppi dei figli di ossigenati, di cibati con aggiunta di potassa e di solfato ferroso osserviamo infatti che è abbreviata tanto la durata del periodo larvale quanto quella della ninfosi. Nei gruppi ai quali appartenevano i genitori degli esemplari dei due primi (ossigeno, potassa) si era osservato nel 1912 il caso 1°, mentre pei genitori degli esemplari del terzo gruppo (solfato ferroso) si era osservato il caso 5°. Nel gruppo degli esemplari cibati con aggiunta di soda, i cui figli presentano ora il caso 3°, osservammo nel 1912 il caso 1°.

Da tutto ciò non si può trarre nessuna conclusione; giacchè non si può asserire certo che esista un legame fra il rapporto di durata dei due stadi prodotto dall' agente nella metamorfosi dei genitori, e quel rapporto di durata degli stessi due stadi che ora osserviamo nella metamorfosi dei figli normalmente cibati.

Solo appare evidente che anche attraverso una generazione si può alterare il rapporto normale dei due stadii e che per di più si può alterare anche la intera durata dello sviluppo.

3.—Modificazioni ottenute nel peso dei bozzoli con crisalide.

I bozzoli con crisalide furono pesati 10 o 12 giorni dopo la loro formazione. Le medie che pongo nel seguente specchietto derivano da 40 esemplari per ogni gruppo.

Tabella III — Peso bozzoli

	Medio	Massimo	Minimo	Campo di variazione
Normali	gr. 2,145	2,75	1,70	1,05
Derivanti dal gruppo ossigeno	» 1,76	2,38	1,60	0,78
» » potassa .	» 1,63	2,20	1,29	0,91
» » Soda . .	» 1,88	2,30	1,27	1,03
» » solf. fer..	» 1,78	2,40	1,39	1,01

Dal confronto fra i pesi medi sopra esposti si vede che i bozzoli dei gruppi derivanti da genitori sperimentalmentr cibati sono sempre più leggeri di quelli dei bachi figli di normali.

Se ordiniamo i gruppi secondo l'ordine decrescente del peso dei bozzoli avremo l'ordinamento che segue: 1°) soda, 2°) solfato ferroso, 3°) ossigeno, 4°) potassa.

Questo ordinamento non corrisponde assolutamente più a quello che avevamo osservato per le larve.

Nelle esperienzo del 1912 le modificazioni prodotte nel peso dei bozzoli con crisalide dai quattro fattori (ossigeno, potassa, soda e solfato ferroso) direttamente agenti sulle larve furono di diminuirne il peso medio nel grado seguente; ossigeno del 12 %, potassa del 26 %, soda del 31 %, solfato ferroso del 28 %.

La diminuzione del peso dei bozzoli con crisalide che si verifica invece nei loro figli normalmente cibati in rapporto al peso dei bozzoli dei figli dei normali, è la seguente: ossigeno 17 %, potassa 23 %, soda 12 %, solfato ferroso 16 %.

Dal raffronto appare che i figli degli esemplari sui quali si è direttamente agito presentano delle modificazioni nel peso dei boz-

zoli con crisalide, sempre omologhe a quelle che osservammo nei bozzoli dei genitori ma che tali modificazioni sono in tre casi (potassa, soda, solfato ferroso) minori di grado di quelle che furono osservate nei genitori stessi.

In questi tre gruppi la tendenza al ritorno verso il peso medio normale appare tanto più forte quanto maggiore era stato l'allontanamento del peso dei bozzoli dei genitori da tale peso normale.

Per l'ossigeno invece si verifica che la modificazione del peso dei bozzoli li allontana ancora di più dal peso medio normale di quanto lo aveva fatto l'azione diretta dell'agente sui loro genitori. Questo fatto si è osservato per l'ossigeno anche in quanto riguarda il peso medio delle larve (le larve direttamente ossigenate erano più leggere del 5 % che le normali, mentre quelle figlie di ossigenate erano più leggere del 6,3 % che quelle figlie di normali).

Da tutto ciò appare che il carattere del minor peso del bozzolo con crisalide si trasmette, in gradi diversi, ai figli sui quali non ha agito il fattore che lo aveva fatto acquisire ai genitori.

La diminuzione di peso dallo stato di larva adulta a quello di crisalide col bozzolo è stata, nei figli degli esemplari studiati l'anno scorso, la seguente:

figli di normali 45 %,
figli di ossigenati 52 %,
figli di esemplari cibati con aggiunta di potassa 55 %,
figli di esemplari cibati con aggiunta di soda 46 %,
figli di esemplari cibati con aggiunta di solfato ferroso 46 %.

La diminuzione fu dunque in tutti, anche nei normali, un po' più forte che nei gruppi dei genitori studiati nel 1912.

4.—Modificazioni ottenute nel peso della seta prodotta.

Pesai i bozzoli vuoti e la filaccia di seta alcuni mesi dopo la schiusura delle farfalle e allo stato di perfetta essiccazione. Le medie qua sotto esposte derivano dal peso di 40 bozzoli ogni gruppo.

Tabella IV — Peso medio seta prodotta da un esemplare

Normali	gr. 0,372
Derivanti dal gruppo ossigeno . . .	» 0,323
» » potassa	» 0,301
» » soda	» 0,283
» » solfato ferroso .	» 0,261

Se ordiniamo i diversi gruppi secondo il peso medio decrescente della loro produzione di seta abbiamo: 1° normali, 2° ossigeno, 3° potassa, 4° soda, 5° solfato ferroso. Otteniamo cioè un ordinamento assolutamente simile a quello osservato nei genitori direttamente sottoposti all'azione dei diversi fattori.

La produzione della seta è diminuita in rapporto alla produzione dei bachi figli di normali, circa del 13 °/₀ pei figli di ossigenati, del 19 °/₀ pei figli di quelli cibati con aggiunta di potassa, del 23 °/₀ per quelli derivanti da cibati con aggiunta di soda, e del 29 °/₀ per quelli figli di cibati con aggiunta di solfato ferroso.

Nelle esperienze del 1912 le modificazioni provocate nella produzione della seta dai quattro fattori (ossigeno, potassa, soda, solfato ferroso) direttamente agenti, furono di diminuirla nel grado seguente: ossigeno 19 °/₀, potassa 43 °/₀, soda 48 °/₀, solfato ferroso 65 °/₀.

Dal confronto appare con evidenza che i figli degli esemplari sui quali si è direttamente agito presentano delle modificazioni della produzione media di seta, le quali sono omologhe a quelle osservate nei genitori loro, ma che tali modificazioni sono sempre di grado molto minore di quelle osservate nei genitori stessi.

Se facciamo poi il rapporto fra il peso medio dei bozzoli con crisalide e quello medio della seta contenuta in quegli stessi bozzoli, osserviamo che per gli esemplari figli di ossigenati e di cibati con aggiunta di potassa la percentuale di seta è ben poco diversa da quella dei figli di normali, mentre per gli esemplari figli di cibati con aggiunta di soda e solfato ferroso essa è minore circa del 2,5 °/₀.

Ciò pure dimostra che in confronto colle modificazioni osservate nei genitori, vi è anche per questo rapporto una fortissima tendenza al ritorno verso la media dei figli di normali ugualmente allevati.

5.—Modificazioni ottenute nel peso delle farfalle

Le farfalle vennero pesate sempre poco dopo la schiusura dal bozzolo, come gli esemplari del 1912, e dal peso delle ♀ venne detratto il peso delle uova da esse prodotte.

Pesai per ogni gruppo 20 ♂ e 20 ♀ e dal peso complessivo estrassi le medie seguenti:

Tabella V. — Peso medio farfalle.

Normali	gr. 0,352
Derivanti dal gruppo ossigeno	» 0,364
» » potassa	» 0,366
» » soda	» 0,369
» » solfato ferroso . . .	» 0,361

Osserviamo ora che rispetto al peso medio delle farfalle normali, quelle derivanti dai genitori sui quali si era agito direttamente, presentano in tutti i gruppi un peso medio sempre superiore, sebbene di pochissimo.

Si osserva cioè proprio un fenomeno omologo a quello prodotto nei genitori dai quattro agenti: ossigeno, potassa soda e solfato ferroso.

Nelle esperienze del 1912 le farfalle derivanti da larve e crisalidi ossigenate pesavano in media gr. 0,07 più delle normali, quelle delle larve cibate con aggiunta di potassa gr. 0,17 più delle normali, quelle delle larve cibate con aggiunta di soda gr. 0,15 più delle normali e quelle delle larve cibate con aggiunta di solfato ferroso gr. 0,12, più delle normali. Nei gruppi dei figli invece l'aumento è estremamente debole: pei derivanti dal gruppo ossigeno di gr. 0,012 pei derivanti dal gruppo potassa di gr. 0,014, pei derivanti dal gruppo soda di gr. 0,017 e pei derivanti dal gruppo solfato ferroso di gr. 0,009.

L'aumento è dunque così tenue, che se lo avessi riscontrato in un solo gruppo non gli avrei dato nessun valore, ma esso si presenta in tutti e quattro i gruppi e con ordine quasi simile a quello osservato per l'aumento di peso, tanto maggiore, delle farfalle genitrici.

Possiamo quindi asserire che i figli degli esemplari sui quali si è agito direttamente presentano delle modificazioni del peso

dell'insetto perfetto che sono omologhe a quelle osservate nei genitori pure essendo di grado molto minore.

Facendo poi il rapporto fra il peso medio dei bozzoli con crisalide (pesati 10 o 12 giorni dopo la loro formazione) e il peso medio delle farfalle, osserviamo che il peso relativo delle farfalle di ciascuno dei quattro gruppi rappresenta un peso superiore a quello relativo delle farfalle figlie di normali, di 4 centesimi del peso del bozzolo pei figli di ossigenati, di 6 centesimi del peso del bozzolo pei figli dei trattati con potassa, di 3 centesimi del peso del bozzolo pei figli dei trattati con soda, e di 4 centesimi del peso del bozzolo pei figli di trattati con solfato ferroso. Nei genitori invece questo aumento di peso relativo era stato nel 1912 di 5 centesimi del peso del bozzolo per gli ossigenati, di 14 centesimi del bozzolo pei cibati con aggiunta di potassa, di 13 centesimi del peso del bozzolo per i cibati con aggiunta di soda, e di 12 centesimi del peso del bozzolo pei cibati con aggiunta di solfato ferroso.

Appare chiaramente dal confronto, che anche pel peso dell'insetto perfetto in rapporto a quello del suo bozzolo con crisalide si osservano nei figli fenomeni analoghi a quelli causati dai fattori direttamente agenti nei genitori, ma che essi sono sempre molto più tenui.

È cioè sempre evidentissima la tendenza al ritorno verso il carattere medio dei normali figli di normali.

6 — Modificazioni ottenute nel numero e peso delle uova prodotte.

Le uova deposte dalle femmine dopo l'accoppiamento, più quelle estratte dal loro corpo dopo la deposizione, furono tenute in ambiente secco a temperatura variante da 18 a 23 cgr. per un mese ed allora vennero pesate, deposizione per deposizione.

Tabella VI — Produzione media di uova di una ♀ di ciascun gruppo

	Peso delle uova prodotte	Numero delle uova prodotte	Peso medio d'un uovo
Normali	gr. 0,280	400	mgr. 0,70
Derivanti dal gruppo ossigeno.	» 0,348	498	» 0,70
» » potassa .	» 0,320	451	» 0,709
» » soda . .	» 0,358	496	» 0,72
» » solf. ferr.	» 0,298	403	» 0,738

Le medie qua sopra esposte derivano dal peso di venti deposizioni per ogni gruppo.

Il peso medio di una deposizione degli esemplari figli di normali corrisponde quasi esattamente a quello osservato l'anno scorso nelle deposizioni delle loro madri.

I dati qua sopra riportati fanno vedere che rispetto alla fecondità media di una ♀ figlia di normali, quella delle ♀ figlie di genitori sui quali si agì coi quattro fattori è modificata, e che la sua modificazione si dimostra con un aumento della produzione delle uova. Questo fatto è messo in maggior evidenza nello specchietto seguente dove il numero medio di uova deposte da una ♀ in ciascun gruppo è reso relativo al numero di uova deposte da una ♀ figlia di normali.

Tabella VII — Rapporto fra il numero medio di uova deposte da una ♀ di ogni gruppo e quello medio di uova deposte da una ♀ figlia di normali.

Normali	100
Derivanti dal gruppo ossigeno	124.2
» » potassa	112,7
» » soda	124
» » solfato ferroso	108

Dal confronto fra questi numeri appare dunque subito che le ♀ figlie dei genitori sui quali si agì sperimentalmente sono sempre più feconde delle ♀ figlie di normali ugualmente allevate. Se si ordinano i gruppi secondo l'ordine decrescente del peso o del numero medio di uova deposte da una ♀ si avrà; 1.° ossigeno, 2.° soda, 3.° potassa, 4° solfato ferroso.

Negli esperimenti dell'estate 1912 le modificazioni prodotte nel numero delle uova deposte, dai quattro fattori, (ossigeno, potassa, soda, solfato ferroso) che direttamente avevano agito sulle larve, furono sempre di aumentarlo. Infatti ordinammo (5), i diversi gruppi di genitori secondo il numero decrescente di uova deposte in ciascuno di essi ogni 100 uova depositate da una ♀ normale, ed osservammo l'ordinamento seguente: 1.° o s s i g e n o 192,9, 2.° s o d a 151,3, 3.° p o t a s s a 146,2 4.° s o l f a t o f e r r o s o 115,7.

Ora confrontando alle modificazioni prodotte direttamente dagli agenti nella fecondità dei genitori quelle ora osservate nella fecondità dei figli normalmente cibati, vediamo che esse sone sempre o m o l o g h e (aumento di fecondità) e che sebbene siano di grado molto minore, pure si ordinano, secondo l'ampiezza della modificazione, proprio nello stesso modo di quelle prodotte nella fecondità delle madri dai fattori direttamente agenti.

Questi fatti appaiono di gran valore giacchè essi dimostrano che non solo i caratteri somatici acquisiti dai genitori. sotto l'azione dei succitati fattori, possono in certo grado essere trasmessi ai figli sui quali nessuna azione anormale si esplica, ma che questa ereditarietà si osserva anche nei caratteri intimi della fecondità.

III. Conclusioni

Nella introduzione ho già accennato ad alcuni di quei problemi alla cui spiegazione potevano apportare un piccolo contributo le osservazioni qua sopra esposte. Non ripeto pertanto, nè mi metto a discutere su conclusioni generali più o meno ipotetiche; espongo brevemente le sole conclusioni di fatto sicuramente stabilite dalle numerose e minute osservazioni. Potrei fare, come nella prima memoria, un riassunto dettagliato dei fatti osservati in ciascuno stadio dello sviluppo e in ognuno dei caratteri studiati, ma dato il non gran numero di essi fatti e la non troppo

lunga esposizione loro, stesa qua sopra, mi limito a riassumere nella forma seguente i fatti d'importanza generale:

1.—I caratteri modificati per mezzo dell'azione diretta dell'agente esterno, si trovano pure diversi dal normale negli esemplari di seconda generazione sui quali il fattore non ha agito.

2.—In tutti i caratteri degli esemplari figli normalmente allevati, si trova che le modificazioni sono molto più tenui di quelle direttamente provocate dall'agente esterno; vi è cioè sempre una tendenza al ritorno verso il carattere normale medio, e, il più delle volte, tale tendenza appare relativamente tanto più forte quanto maggiore era stato l'allontanamento dei genitori dal carattere normale.

3.—Nei figli normalmente allevati si osserva pure una specie di dissociazione (diversa da caso a caso) dei caratteri che i genitori avevano acquisiti per l'azione del fattore esterno; così infatti mentre per tutti i caratteri somatici e della fecondità, le modificazioni osservate nei figli sono omologhe a quelle maggiori prodotte nei genitori dall'azione del fattore esterno, per la durata della vita larvale invece si osserva in un caso (solfato ferroso) che la modificazione è nei figli proprio opposta, e per la durata della ninfosi si vede che le modificazioni dei figli sono sempre (nei nostri casi) di senso inverso a quelle che avevano presentato i genitori.

Ecco pertanto che tali osservazioni aggiuntesi a quelle dei due precedenti lavori (4-5), rispondono a tutto quanto io mi ero prefisso di ricercare, nella primavera 1912, cominciando le mie esperienze.

Bologna, novembre 1913.

Bibliografia

1907. Backmetiew, P. — Experimentelle Entomologische Studien von physikalisch - chemischen Standpunkt aus: *Staatsdrukcrei, Sophia.* (1)

1897. Berg, L. — Ernährung der Seidenraupen, welche von *Scorzonera*-Eiern abstammen, mit Maulbeeren - Blättern: *Nachr. Comité Seidenzucht, 1 Bd. Lief. 6-7, Mosca.* (2)

1912. Cavazza, F. — Esperienza intorno all'effetto del freddo prolungato e dell'ossigeno sulla crisalide della *Malacosoma neustria*: *Arch. Z. It. Vol. 6, p. 375* (3)

1913. — — Influenza di agenti chimici sullo sviluppo metamorfosi e riproduzione del *Bombyx mori*. - Prima nota: *Bios, Rivista Biol. Gen. Sperim. Vol. 1, Fasc. 4, p. 315.* (4)

1913. — — Influenza di alcuni agenti chimici sulla fecondità del *Bombyx mori* e sul sesso delle uova prodotte: *Redia, Vol. 9, Fasc. 2, p. 139.* (5)

1901. Iwanow, W. P — Zur Frage über das Aufziehen der Raupen mit blättern der Schwarzwurzel: *Arb. Kaukas. Seidenzucht-Station, Tiflis, 10 Bd. 1 Lief. p. 49.* (6)

1892. Kamensky, S. N. — Versuche über die Aufzucht des Seidenraupen mit Blättern von *Taraxacum officinale* und Schwarzwurzel: *Arb. Kaukas. Seidenzucht-Station, Tiflis, 6 Bd. 3 Lief. p. 9.* (7)

1902 Pictet, A. — Influence des changements de nourriture des chenilles sur le développement de leurs papillons: *Arch. Sc. Phys. Natur. N.° 11, p. 537.* (8)

1905. — — Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons: *Mém. Soc. Phys. H. N. Genève, Vol. 35, Fas. 1.* (9)

1906. — — Des diapauses embryonaires, larvaires et nynphales chez les Insectes Lépidoptéres: *Bull. Soc. Lépidopt. Genève, Décembre, 1906.* (10)

1896. Tichomirowa. O. — Ueber die Zucht der Seidenraupen mit *Scorzonera*: *Ackerbau-Zeit. N.° 6, p. 119.* (11)

1894. Tichomirowa, O.,—Tichomirow, A. — Versüche über Ernährung der Seidenraupen mit *Scorzonera hispanica*: *Nachr. Comité Seidenzucht, Mosca, Vol. 1, p. 3-4.* (12)

Ricevuto il 9 Gennaio 1914. Finito di stampare il 19 Marzo 1914.


spd
vs
spd


Fig. 11
spc²
spc²
c
Fig. 14
cc
spl
Fig. 12
spl
spl
Fig. 13
spz
spl
spz
spl
spl
cc
spl
spl
Fig. 15
Fig. 16
Fig. 17




Fig. 8
Fig. 10
Fig. 18
Fig. 17
Fig. 19

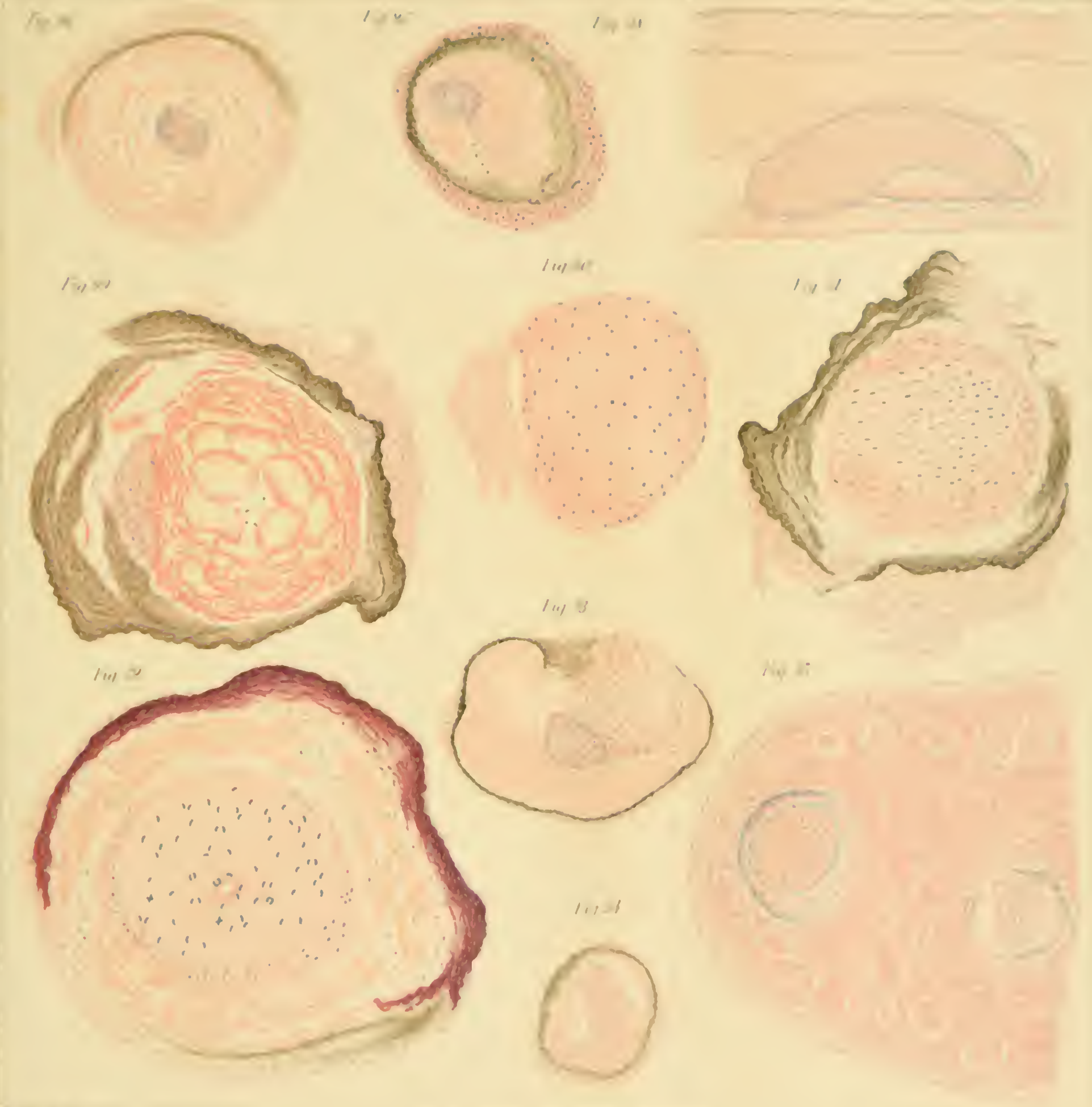



Fig. 1
Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10

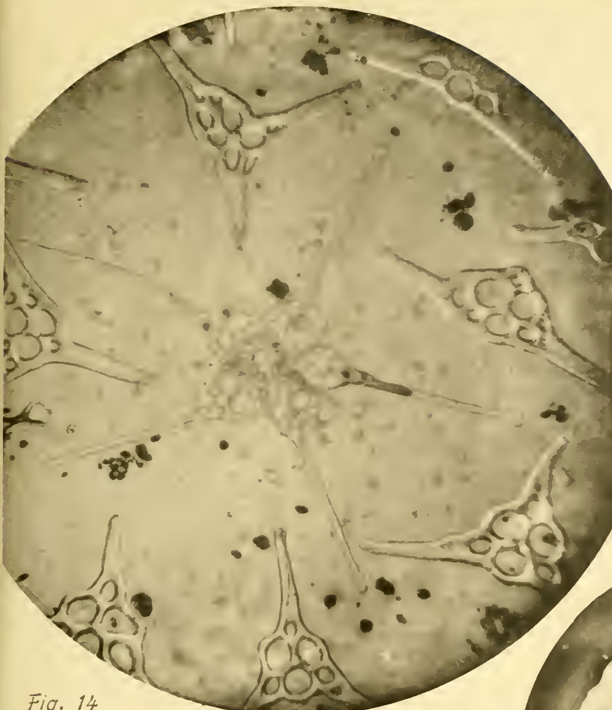


Fig. 14



Fig. 11

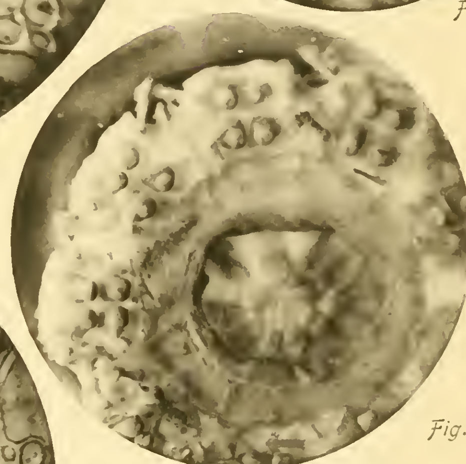


Fig. 12



Fig. 15

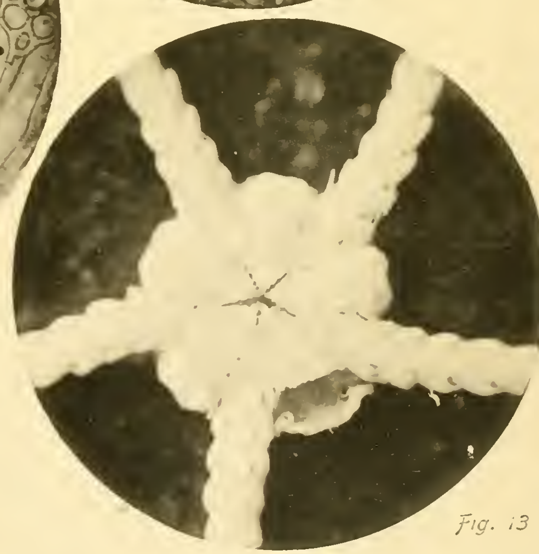


Fig. 13

C. P. B. fot.

Fototip. Calzolari & Ferrario - Milano

Fig. 1.



Fig 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig 8.



P. Della Valle dis. Lit. Tacchinardi e Ferrari-Pavia

Fig. 9.



Fig. 10.

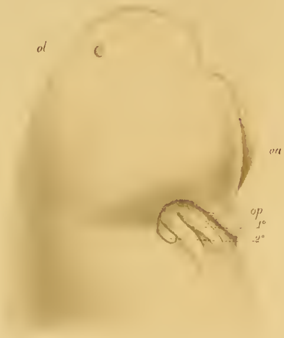


Fig. 11.



Fig. 12.

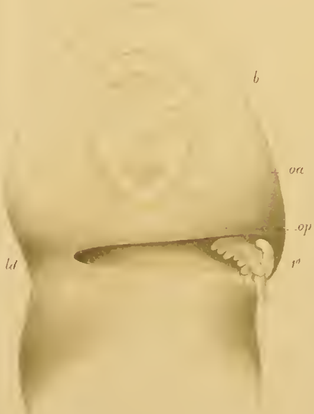


Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



P. Dello Valle dis.

Lit. Tacchinardi e Ferrari-Pavia

Fig. 16



Fig. 17



Fig. 18

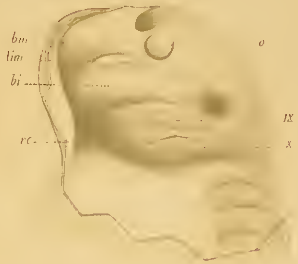


Fig. 19



Fig. 20



Fig. 21



Fig. 22

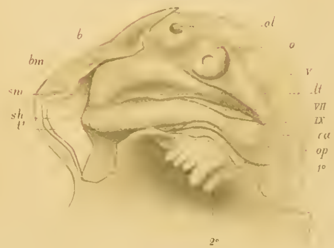


Fig. 23

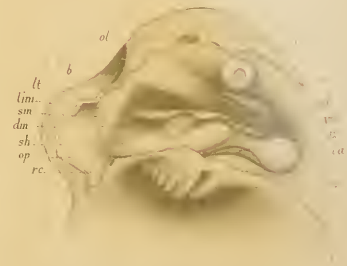


Fig. 24.



Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 27



Fig. 28.

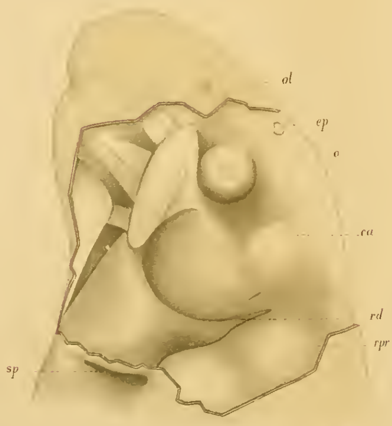


Fig. 29

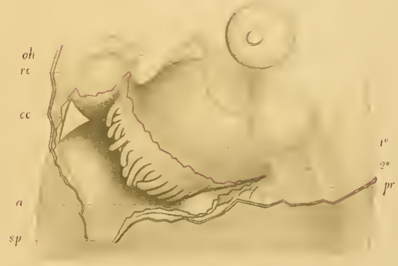


Fig. 30



Fig. 31



Fig. 32

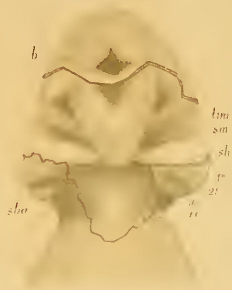


Fig. 33



Fig. 34

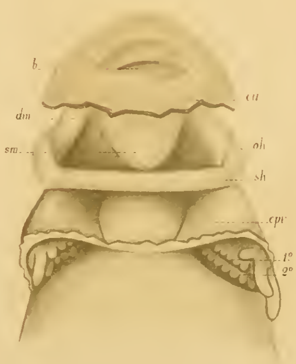


Fig. 35

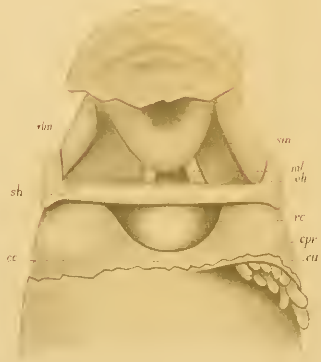


Fig. 36



P. Della Valle dis. Lit. Tacchinardi e Ferrari-Pavia

Fig. 37.



Fig. 38



Fig. 39



Fig. 40.

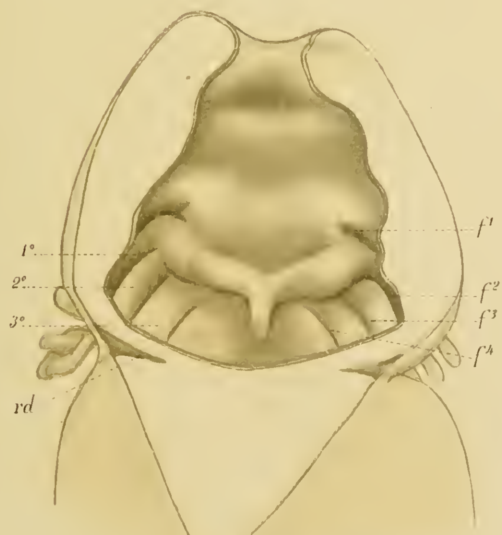
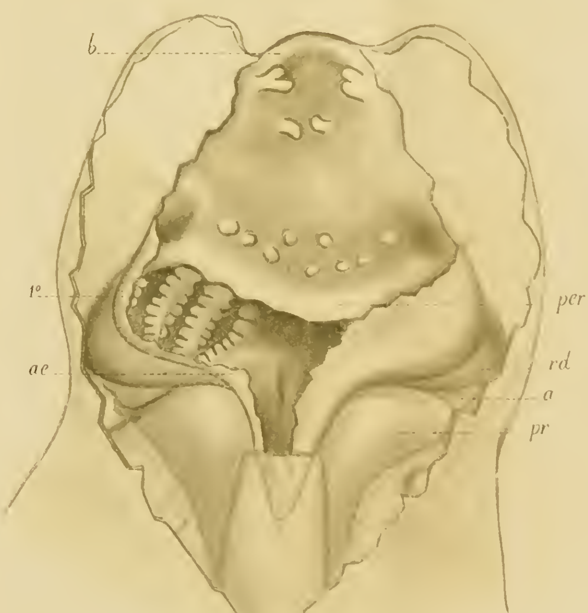


Fig. 41.



P. Della Valle dis.

Lit. Tacchinardi e Ferrari-Pavia







P. Della Valle dis.

Fotozinc. Ciolfi - Napoli


Fig. 2
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5
Fig. 6
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10


Fig. 16
Fig. 17
Fig. 18
Fig. 19
Fig. 21
Fig. 25.
Fig. 27
mes"end
mes"end
mes"end
p d
est
am
pld
mes
mp
epn



U. Antonucci e U. Pierantoni dis.